



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DISCRIMINACION PARENTAL EN *Fregata magnificens*
DE ISLA ISABEL, NAYARIT,

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

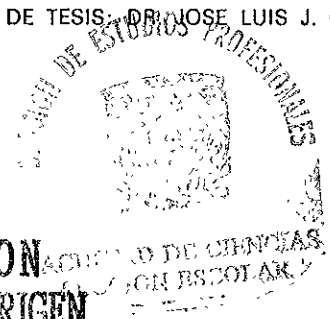
ADRIAN AUGUSTO LECONA URRUTIA



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSE LUIS J. OSORNO CEPEDA

MEXICO, D. F.



1998

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

25 29 98



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVÉNIMA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Discriminación parental en Fregata magnificens de Isla Isabel,
Nayarit.
realizado por Adrian Augusto Lecona Urrutia

con número de cuenta 8532379-3 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Josè Luis Javier Osorno Cepeda

Propietario Dra. Laura Roxana Torres Avilés

Propietario Biól. Rita Virginia Arenas Rosas

Suplente Dr. Adolfo Gerardo Navarro Siguenza

Suplente M. en C. Kathleen Ann Babb Stanley

J. L. J. Osorno Cepeda
L. Roxana Torres Avilés
Rita V. Arenas Rosas
Adolfo Gerardo Navarro Siguenza
Kathleen Ann Babb Stanley

Consejo Departamental de Biología

Edna M. Suarez D.

DRA. EDNA MARIA SUAREZ DIAZ

DEPARTAMENTO
DE BIOTECNIA

INDICE

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

I INTRODUCCIÓN

1.1 RECONOCIMIENTO Y DISCRIMINACIÓN PARENTAL.....	1
1.2 MECANISMOS Y MODELOS DE RECONOCIMIENTO DE PARENTESCO.....	3
1.3 RECONOCIMIENTO PADRE-CRÍA Y CUIDADO PARENTAL: IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y EVOLUTIVA.....	7
1.4 RECONOCIMIENTO PARENTAL EN AVES.....	9
1.5 HISTORIA NATURAL DE LA FRAGATA	13

II OBJETIVOS.....

2.1 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	15
-----------------------------------	----

III MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	17
3.2 TRABAJO DE CAMPO.....	18
3.2.1 SUJETOS Y MANIPULACIÓN EXPERIMENTAL.....	18
3.2.2 REGISTROS DE CONDUCTA.....	20
3.3 DISEÑO EXPERIMENTAL DE ACUERDO A CADA HIPÓTESIS.....	21
3.3.1 DISEÑO EXPERIMENTAL PARA LA HIPÓTESIS 1.....	21
3.3.2 DISEÑO EXPERIMENTAL PARA LA HIPÓTESIS 2.....	21
3.3.3 DISEÑO EXPERIMENTAL PARA LA HIPÓTESIS 3.....	22
3.3.4 DISEÑO EXPERIMENTAL PARA LA HIPÓTESIS 4.....	22
3.3.5 DISEÑO EXPERIMENTAL PARA LA HIPÓTESIS 5.....	22
3.4 ANÁLISIS DE DATOS.....	23

IV RESULTADOS

4.1 EFECTO DE LA MANIPULACIÓN (SOLO ALIMENTACIONES Y PICOTAZOS).....	24
4.2 DESCRIPCIÓN DE LA CONDUCTA ENTRE CONTROLES Y EXPERIMENTALES.....	25

4.2.1	TIEMPO DE PERMANENCIA DE LOS ADULTOS CON LAS CRÍAS.....	25
4.2.2	LATENCIAS.....	25
4.2.3	VUELOS ESTÁTICOS.....	26
4.2.4	ACICALAMIENTOS.....	26
4.2.5	CONDUCTA DE HEMBRAS Y MACHOS.....	26
4.3	RESULTADOS POR HIPÓTESIS (SOLO SE INCLUYÓ LA PRESENCIA O AUSENCIA DE ALIMENTACIONES Y PICOTAZOS EL DÍA DE LA MANIPULACIÓN).....	28
4.3.1	HIPÓTESIS 1 "EDAD DE LAS CRÍAS A LA QUE SUS PADRES LOGRAN DISCRIMINARLAS".....	28
4.3.2	HIPÓTESIS 2 "RECONOCIMIENTO DIRECTO O INDIRECTO (POR LA CRÍA O POR EL NIDO)".....	28
4.3.3	HIPÓTESIS 3 "DIFERENCIAS SEXUALES EN LA HABILIDAD DISCRIMINATORIA".....	29
4.3.4	HIPÓTESIS 4 "EFECTO DE LA AGREGACIÓN ESPACIAL EN EL RECONOCIMIENTO".....	30
4.3.5	HIPÓTESIS 5 "EFECTO DE LAS DIFERENCIAS DE TAMAÑO DE LAS CRÍAS INTERCAMBIADAS".....	30
V	DISCUSIÓN.....	31
VI	CONCLUSIONES.....	36
VII	LITERATURA CITADA.....	38
VIII	APÉNDICE.....	43

AGRADECIMIENTOS

El hombre se descubre cuando se mide con el obstáculo

Antoine de Saint-Exupery

Cuando se emprende por vez primera la tarea de realizar y escribir una tesis, surgen mil dificultades producto de además de la ausencia de práctica en la redacción, de la confrontación con problemas reales que sólo el ejercicio de las actividades de investigación conlleva. Por fin avante y librado de esta gran responsabilidad, hago mención a ello no como disculpa por los resultados alcanzados en el trabajo, si no como mención especial a todas aquellas personas que contribuyeron a que mi proyecto no se quedara solo en eso.

El logro de este trabajo se debe al apoyo y aliento constante de buen número de personas que estuvieron siempre conmigo hasta el término del mismo.

En primera instancia quiero agradecer a mis padres Eida Urrutia y Fausto Lecona por el apoyo, fé y cariño con que apuntalaron la formación de mi persona. Porque lo que soy, tengo y he logrado en todos los aspectos, es producto de su gran ejemplo.

A mi amada esposa y amiga Isela Rodriguez por su exhortación constante, amor y comprensión. A mi retoño genético Andrei Lecona.

A mis entrañables hermanos Ima y Aldo por ser únicos

A mis abuelos, tíos y primos a quienes extraño y recuerdo en todo momento.

A mis amigos y compañeros de tantas aventuras Vero, Mony, Marcia, Idalia, Ade e Isra, Javier, Andres, Rafa, Omar, Hilario.

Por la ayuda, confianza y aliento quisiera agradecer a la Dra. Marci Lane, M en C. Clara Ramos, Biól. Laura Serrano, Ing. Isaías Ávila Ruiz y Biól. Cecilia Jurado.

Agradezco sinceramente al Dr. Hugh Drummond Durey su apoyo y las facilidades prestadas para realizar el presente trabajo en el Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la U.N.A.M

Mi gratitud a las personas que contribuyeron a mi trabajo; en el campo: Dr. Jose Luis Osorno, Dr. Hugh Drummond Durey, Biól. Suneeta Singh, Tarín Toledo, Roberto Keller, Adriana García, Beatriz Contreras; en el laboratorio: Dra. Marcela Osorio, M. en C. Cristina Rodriguez.

A la Secretaría de Marina que aportó todo el apoyo logístico necesario para el transporte y permanencia en la Isla Al personal del Laboratorio de Conducta Animal: Hugh, Jose Luis, Marcela, Cristina, Roxana, Claudia, y Constantino, por su incondicional apoyo.

El financiamiento para el trabajo fue aportado por CONACYT-UNAM por conducto del Dr. Hugh Drummond Durey, proyecto N9208-1614.

A los pescadores de San Blas y Camichin quienes enriquecieron mi estancia en la Isla con sus enseñanzas y amistad, además de su valiosa ayuda.

De manera atenta doy un especial agradecimiento a mi comité de sinodales, Dra. Roxana Torres Avilés, Dr. Adolfo Navarro Siguenza, M. en C. Kathleen Babb Stanley y Biól. Rita Arenas Rojas, cuyas revisiones críticas y constructivas enriquecieron de manera significativa el manuscrito. Por su disponibilidad, amabilidad y paciencia, gracias. Los aciertos del trabajo se deben, en buena medida, a todos ellos; los errores son sólo míos.

Manifiesto mi más sincero y especial agradecimiento al Dr. Jose Luis Osorno Cepeda por brindarme su tiempo y paciencia en la reiterada revisión de la tesis. Por sus atinados comentarios y formativas enseñanzas. Por la confianza, comprensión, amistad y estímulo constante con que siempre dotó mi desempeño a través del largo proceso que implicó el trabajo.

A todos gracias.

RESUMEN

En este trabajo se describió el desarrollo del reconocimiento de los padres a su cría en *Fregata magnificens* en relación a la edad, tamaño de la cría, el sexo del padre, y la situación de agregación del nido. El diseño experimental consistió en enfrentar a adultos marcados con una cría ajena de tamaño similar a la propia o con la propia cría en nidos control. Para la manipulación se realizaron intercambios recíprocos de crías entre nidos situados a distancia variable. Las crías fueron clasificadas en 3 clases de edad (clase de edad 1, 20-30 días; clase de edad 2, 40-50 días, clase de edad 3, 70-90 días).

En la fragata las primeras evidencias de discriminación aparecieron después de los 40 días de edad de las crías (clase de edad 2), y el reconocimiento directo estuvo bien desarrollado alrededor de los 71 días de edad de las crías (clase de edad 3); en esta clase de edad el 87% de los padres llegaron a sus crías aún cuando estas se encontraban en nidos distintos al suyo. En el 54% de los nidos experimentales de la clase de edad 3 ocurrieron agresiones. Antes de los 40 días de edad de la cría, el reconocimiento utilizado fué el indirecto donde el nido es la fuente principal de información para la identificación de la cría. En nidos del lote control nunca se observaron agresiones. Cuando los padres aún no reconocen individualmente a sus crías (clase de edad 1), éstos parecieron ser capaces sin embargo de detectar crías intrusas por diferencias de tamaño.

Machos y hembras mostraron solo diferencias marginalmente significativas en cuanto a su capacidad para discriminar a sus crías, siendo los machos quienes presentaron menor capacidad para reconocerlas o al menos quienes cometieron mayor número de errores de reconocimiento que las hembras: mientras el 100% de las agresiones a crías ajenas fueron llevadas a cabo por las hembras, el 67% de los machos realizaron alimentaciones erróneas a crías ajenas. Solo las hembras mostraron

cambios conductuales significativos (agrediendo a las crías ajenas y alimentando a la propias) al interactuar con crías de diferentes edades en ambos lotes. La agregación espacial del nido no influyó en la capacidad discriminativa de los individuos. Como se podría predecir de acuerdo a la hipótesis de que en aves coloniales los padres solo precisan y despliegan reconocimiento por sus crías justo previo o en coincidencia con el principio de movilidad de las mismas, las fragatas desarrollaron discriminación justo antes del proceso de independencia de sus crías. Al principio las aves reconocieron el sitio y luego al individuo.

I INTRODUCCIÓN

1.1 RECONOCIMIENTO Y DISCRIMINACIÓN PARENTAL

El reconocimiento de individuos es una premisa de la conducta social. La capacidad para reconocerse habilita a los individuos para procurar recursos a aquellos con quienes el parentesco sea más cercano, o bien con quienes se coopera, obteniendo de esta manera un beneficio a sí mismo al dedicar la energía a promover la sobrevivencia y reproducción de parientes y a minimizar la probabilidad de invertir en actos altruistas a individuos no emparentados (que no porten réplicas de los genes del individuo altruista; Beecher, 1982; Dawkins, 1985; Fletcher & Michener, 1987; Hamilton, 1987a, b; Waldman *et al.* 1988). La conducta de reconocimiento puede ser expresada en muchos contextos sociales, desde las relaciones entre parientes u otros individuos con quienes se coopera, hasta en conductas sociales como la elección de pareja, búsqueda de alimento en grupo, defensa grupal contra depredadores, y todo el comportamiento cooperativo o altruista (Waldman *et al.* 1988). Un caso especial del reconocimiento individual es el reconocimiento de parientes, que se define como el tratamiento diferencial de individuos con base en su relación genética (Holmes y Sherman, 1982). Las habilidades de reconocimiento se han hallado en un gran número de organismos, pero cuando se trata de especies sociales es más factible que estas evolucionen pues en estos casos los individuos tienen más probabilidades de interactuar con organismos emparentados (Hamilton, 1987b; Waldman *et al.* 1988). La expresión del reconocimiento varía de especie a especie. En muchas sólo se precisa diferenciar entre parientes y no parientes, en otras en cambio, se suele discriminar además entre parientes cercanos y distantes (Waldman *et al.* 1988).

Gran parte de los estudios de reconocimiento usan indistintamente reconocer y discriminar. Ambos términos no son necesariamente equivalentes, sin embargo por simplicidad se usan e intercambian bajo el entendimiento de que en la mayor parte de los estudios el objetivo es examinar la habilidad para reconocer

y no el comportamiento discriminatorio en sí (Lacy & Sherman, 1983). Es apropiado, sin embargo, marcar la diferencia porque en realidad ambos suponen procesos distintos cuya evaluación y significado etológico es diferente.

El reconocimiento de parentesco es la percepción y evaluación de rasgos fenotípicos de un individuo, o la utilización de características contextuales, que estén predeciblemente correlacionadas con el parentesco. El reconocimiento incluye una serie de eventos fisiológicos internos inobservables que pueden estar o no relacionados con una respuesta conductual específica (Waldman *et al.* 1988). En otras palabras, el reconocimiento de individuos no conduce obligadamente a un tratamiento diferencial (discriminar). Un individuo entonces puede reconocer a otro como extraño o como pariente y no tener un desplante conductual que evidencie dicho reconocimiento. Solo se puede inferir que un animal reconoce, cuando su comportamiento discrimina entre parientes e individuos no emparentados, o entre parientes de diferente grado de parentesco (Beecher, 1981b; Lacy & Sherman, 1983). Las habilidades de reconocimiento, por lo tanto, solo pueden ser estudiadas cuando se expresan. Sin embargo, cuando el reconocimiento no resulta en una discriminación conductual, puede aún ser examinado usando modelos condicionados, midiendo respuestas metabólicas o fisiológicas, o usando técnicas neurobiológicas especiales (Waldman, 1983).

Discriminar, en contraste con reconocer, implica actuar distinto. Cuando un individuo discrimina entre parientes, emprende pautas conductuales diferentes con un familiar que con un individuo con el que no tenga parentesco alguno. La discriminación evidencia reconocimiento y suele ser una conducta que a menudo precede al mismo reconocimiento. Beer (1970) expone que la discriminación es un comportamiento relativamente sencillo de evaluar, y que probablemente provee de una de las únicas y más conspicuas pruebas de la habilidad de reconocer. Para ser capaz de discriminar entre individuos, a un organismo le debe ser posible medir un número determinado de características distintivas en los sujetos a evaluar. Al hacerlo, las diferencias detectadas después de compararlas con un modelo o patrón preexistente, deben ser

lo suficientemente grandes como para que el comportamiento discriminatorio se dispare, mostrando el individuo sólo entonces, un tratamiento diferencial para con el sujeto evaluado como ajeno o no pariente.

Los primeros estudios sobre el reconocimiento aparecieron hace mas de veinte años y ahora se sabe que la habilidad para reconocer parientes esta bien representada en el reino animal (Waldman *et al.* 1988). No obstante lo anterior, la mayor parte de dichos estudios se aplican a descubrir si los animales logran discriminar entre parientes y aquellos que no lo son, sin definir como se lleva a cabo este proceso en cada especie estudiada.

1.2 MECANISMOS Y MODELOS DE RECONOCIMIENTO DE PARENTESCO

Los estudios de ecología conductual sugieren que el reconocimiento se puede llevar a cabo mediante dos mecanismos básicos: reconocimiento directo e indirecto.

1) El mecanismo de **reconocimiento indirecto o por evidencia indirecta** implica hallar el sitio, o la misma circunstancia social en la que los individuos emparentados suelen encontrarse o interactuar, y en la cual los no parientes son raros, más que identificar a los individuos por sus propios atributos (Waldman, 1983). En otras palabras, a todo el conjunto de información potencialmente utilizable que existe en el ambiente y que rodea a un individuo se le llama evidencia circunstancial o contextual. La prevalencia de mecanismos indirectos de reconocimiento sólo es factible cuando existe una alta probabilidad de que en un sitio en particular sólo se encuentren parientes. Un ejemplo de esto es la repetida disposición de los padres de aceptar a cualquier cría que se encuentre en su nido. Incluso suele ser frecuente que aún muchos intrusos de identidad obvia sean favorecidos con tal aceptación (Beecher, 1982; Holmes & Sherman, 1982; Hepper, 1986; Fletcher & Michener, 1987; Waldman *et al.* 1988).

2) Cuando existe evidencia de discriminación de parientes en varios contextos, o entre clases o grados de parentesco, esto sugiere que los parientes son reconocidos individualmente debido a que los individuos

identificados son capaces de expresar algún rasgo particular o conjunto de estos. A este mecanismo se le conoce como **reconocimiento directo o por evidencia directa** (Waldman *et al*,1988; Fletcher & Michener,1987; Beecher,1991; Graven,1990). El mecanismo de reconocimiento directo, implica la identificación de parientes de acuerdo a sus características individuales distintivas y consta de acuerdo con Beecher (1981b), de los siguientes componentes: (a) Identificación: Los individuos deben llevar "etiquetas" que revelen información acerca de su identidad individual o del grupo de parientes al cual pertenecen. Dichas etiquetas deben ser continuamente expresadas como rasgos morfológicos, o bien pueden ser selectivamente producidas a través de desplantes conductuales, químicos, auditivos o visuales. (b) Percepción: Los individuos deben tener un mecanismo receptor para percibir las etiquetas de sus coespecíficos y crear con ellas una representación interna o patrón que provea de un modelo de los rasgos a comparar. (c) Decisión: Los individuos deben tomar una determinación que asigne correctamente la relación con un coespecífico. Es por esto que todo es evaluado con base en criterios llamados reglas de decisión. Las características de estas reglas pueden ser determinadas por la extensión de la variabilidad de las etiquetas y de las clases de parientes. (d) Acción: Después de la valoración, el individuo puede actuar o no hacerlo de acuerdo a su decisión. Todos y cada uno de los componentes del reconocimiento son potencialmente objeto de selección natural y su evolución en cada especie está relacionada con los requerimientos sociales y ecológicos de la misma.

Entre los organismos que reconocen diferencias individuales, familiares o intraespecíficas, se ha propuesto la existencia de un estadio sensitivo del desarrollo en el cual estas diferencias son aprendidas por el individuo (Beecher,1981a). Este estadio de aprendizaje puede ocurrir también en asociación con lugares, tiempo, o situaciones particulares. Así que cuando un individuo atribuye a otro u otros por aprendizaje un parentesco, no lo hace en la mayoría de los casos única o necesariamente porque sus características sean

indicativas de familiaridad, sino también porque tales individuos estuvieron en el lugar correcto en el momento adecuado (Burt, 1977; Beecher, 1981a,b).

Se han propuesto cuatro modelos teóricos de reconocimiento directo de parentesco:

(1) El reconocimiento parental por **comparación fenotípica** (Holmes & Sherman, 1982; Lacy & Sherman, 1983) postula que la respuesta de un individuo ante otro con el que se interactúa por primera vez depende de la comparación de las características fenotípicas del nuevo individuo con un modelo previamente aprendido en situaciones sociales específicas o bien por medio de la propia inspección. Michener & Smith (1987) explican que las características evaluadas pueden estar determinadas de tres modos: genéticamente, por el medio y/o ser producto de mediación estocástica. En el primer caso, los organismos genealógicamente más cercanos pueden tener más similitud en cuanto a sus marcas o señales de reconocimiento que uno que no este relacionado o que no sea genealógicamente cercano. En el segundo caso las señales muchas veces derivan de los alimentos, de los olores del nido, o bien de la presencia de otros organismos que pueden estar entera o parcialmente involucrados o ser responsables de la discriminación. El tercer caso o por mediación estocástica se refiere a que ciertas características de los organismos pueden ser producto de accidentes genéticos o del desarrollo, de los cuales pueden resultar diferencias individuales que los demás individuos deben aprender.

(2) Cuando los animales son catalogados como parientes o no parientes con base en el contexto en que ocurre la interacción, además de por las características que le son particulares, se puede hablar de reconocimiento por **familiaridad**. En este caso parece existir un proceso de aprendizaje de las características de sus parientes durante un breve periodo sensitivo, estas características son usadas posteriormente para identificar a los individuo en otras situaciones donde ya no exista esa evidencia contextual (Waldman *et al.* 1988; Fletcher & Michener, 1987; Beecher, 1981a, 1982; Holmes & Sherman, 1982). Un ejemplo de este modelo lo presentan los adultos aprendiendo las características de su

cría mientras ésta se encuentra en el nido. Cuando la cría adquiere movilidad el reconocimiento debe expresarse en otro contexto (Burt, 1977).

(3) **Modelo de alelos de reconocimiento** Este modelo genético propone que un individuo puede portar alelos que codifiquen para una característica fenotípica distintiva, además de codificar la capacidad para reconocerlas en otros individuos sin necesidad de una interacción previa, es decir el reconocimiento es directo sin intervención del aprendizaje (Holmes & Sherman, 1982; Lacy & Sherman, 1983; Fletcher & Michener, 1987; Beecher, 1982).

(4) El efecto "barba verde" difiere del modelo anterior en que además de que los alelos codifiquen características, y que éstas sean reconocidas en otros individuos, dichos alelos induzcan una conducta nepotista hacia los portadores de los alelos que pudieran compartirse por descendencia común (Hamilton, 1964; Fletcher & Michener, 1987).

En la actualidad se cuenta con suficiente evidencia experimental de que los mecanismos 1, 2 y 3 se hallan presentes en la naturaleza, sin embargo, Hamilton (1964) considera poco probable la existencia del mecanismo del efecto "barba verde" en condiciones naturales. Tal vez el modelo más común entre los animales sociales con cuidados parentales es el de reconocimiento por familiaridad (usualmente las aves están regidas por este mecanismo). De acuerdo a Blaustein *et al.* (1987) la distinción experimental entre los mecanismos de comparación fenotípica y de reconocimiento de alelos es virtualmente imposible, sin embargo, la frecuencia con que estos se presentan en las especies es grande. El contexto ecológico y evolutivo en el que se inserta cada especie determina directamente el tipo de mecanismo de reconocimiento usado por ésta, de hecho se ha propuesto que en situaciones extremas el contexto puede promover el uso de más de un mecanismo de reconocimiento de parentesco actuando en una misma especie.

1.3 RECONOCIMIENTO PADRE-CRÍA Y CUIDADO PARENTAL: IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y EVOLUTIVA

El cuidado parental es la inversión de los padres en una cría que incremente las posibilidades de sobrevivencia y reproducción de la cría bajo el costo de reducir su inversión potencial (presente o futura) en otra cría (Trivers, 1972). No obstante que el comportamiento parental ha sido estudiado en invertebrados tales como insectos sociales, crustáceos, arácnidos y hasta en moluscos cefalópodos (Waldman *et al.* 1988; Barlow, 1988), es en los vertebrados como las aves y los mamíferos en donde se presentan los más elaborados patrones de esta clase de comportamiento. En las aves, por ejemplo, el comportamiento parental implica: la construcción del nido, incubación del huevo, protección, cuidado y alimentación de las crías. Además de esto, en algunos grupos existe un proceso de enseñanza-aprendizaje de técnicas especiales propias de cada especie, proporcionada por los padres a los jóvenes inmaduros (Barlow, 1988). El reconocimiento de parentesco se requiere como mediador de las interacciones sociales inter e intraespecíficas que adquiere cada especie al participar en una comunidad.

Se ha reconocido que la presión de selección suele ser más relevante o más intensa en el reconocimiento padre-cría que en otras relaciones intraespecíficas (Beecher & Beecher, 1983), la razón es que los costos o beneficios de un determinado comportamiento están en función directa con el grado de parentesco del individuo con el que se interactúa. De acuerdo a Hamilton (1964) los sistemas de reconocimiento parental podrían haber evolucionado expresamente en tal modo que el trato de un individuo hacia su prole asegure su parentesco genético. Es debido al reconocimiento que los padres pueden incrementar su éxito reproductivo y con ello su adecuación al ser capaces de dirigir sus cuidados parentales a sus propias crías, pues es de esta manera que se les posibilita asegurar la transmisión de sus características genéticas a la siguiente generación. Como describe Dawkins (1985), si un gen es capaz de ayudar a réplicas de sí mismo presentes en otros cuerpos de manera tal que incremente la probabilidad de

que tales cuerpos se reproduzcan, su frecuencia aumentará en la siguiente generación. Hamilton (1987a), menciona que particularmente el reconocimiento parental, además de conceder incrementos sustanciales en la adecuación de los individuos, puede facilitar la evolución de la cooperación social y esto generalmente confiere ventajas selectivas. El mismo autor propone que el cambio en las frecuencias de un alelo depende tanto de las propias características del individuo (morfológicas y/o conductuales), como de los efectos indirectos causados por las acciones de los parientes del grupo al que pertenece (Hamilton 1964). Esta combinación de efectos directos e indirectos, es la llamada adecuación inclusiva.

Beecher (1988) propuso que si reconocer a un individuo emparentado es adaptativo, la selección natural puede actuar: a) incrementando o disminuyendo la variación de las características distintivas entre individuos; b) incrementando la correlación característica/genotipo; c) incrementando la sensibilidad perceptual a las características distintivas; d) modificando las reglas de decisión del individuo discriminante; e) promoviendo conductas tanto del individuo discriminante como el discriminado, que faciliten la identificación

El reconocimiento padre-cría es un caso particular de reconocimiento de parentesco. Con respecto a la relación padre-cría en particular, Williams (1966) señaló que la selección natural favorece a los padres capaces de discriminar en sus cuidados parentales. Los argumentos son:

- a) Las crías de los padres que puedan discriminar tenderán a llevar genes para la discriminación
- b) Ellas serán mejor cuidadas y alimentadas que las de los padres no discriminantes pues habrán menos errores de discriminación.
- c) Los genes para la discriminación entonces se extenderán a la población.

Existe una interesante asimetría en la relación padre-cría. La selección actúa directamente sobre los padres para reconocer a sus crías, e indirectamente en las crías para reconocer a sus padres. Un padre incrementa su adecuación si logra restringir sus cuidados parentales a sus propios hijos. Las crías sin

embargo, en un momento dado pueden beneficiarse si los cuidados le son proporcionados por sus propios padres o bien por adultos con quienes no tengan parentesco directo (Beecher,1981a,1982; Beecher *et al.*1981a; Holmes y Sherman,1982). Reconocer correctamente a un pariente probablemente beneficia siempre al nepotista, pero sólo en algunas ocasiones al individuo reconocido (Beecher,1988). A las crías no siempre les beneficia dar información que permita evaluar su parentesco con el adulto que las alimenta. En circunstancias en donde el individuo no se beneficia al identificarse, la selección actuará para minimizar las propiedades distintivas de las características (Beecher,1988). Puede darse el caso de que la cría se encuentre en un nido extraño, en cuyo caso el costo de informar que no está emparentada es mayor que el beneficio de revelar su parentesco en su propio nido. La adaptación adecuada puede ser aquella que mantenga el valor informativo de las características individuales, pero con el mínimo de información sobre su parentesco (Beecher,1988,1991). De esta forma una cría abandonada tiene mayores posibilidades de ser adoptada si se introduce en otro nido y actúa como si perteneciera al mismo (Beecher,1988).

1.4 RECONOCIMIENTO PARENTAL EN AVES

El desarrollo de reconocimiento padre-cría en las aves ha sido estudiado usualmente mediante intercambios de crías de la misma edad. Estos experimentos indican consistentemente que la existencia de reconocimiento entre el acervo conductual de muchas aves, depende tanto de la ecología como de la historia natural de las especies (Beecher *et al.*1981a). Debido a esto Burt (1977) propuso que para poder estudiar el reconocimiento padre-cría en las aves, se deben primero establecer las diferencias en sus hábitos, principalmente cuando las aves son coloniales, no coloniales, o con descendencia nidífuga o altricial.

Algunos estudios de reconocimiento (Beecher,1981a,b; Brooke,1978; Burt,1977, Córdoba-Aguilar,1992; Hitchcock *et al.*1989) han corroborado que existe una evolución de las características

individuales reconocibles que se desarrollan en los hijos, y de las habilidades para distinguir dichas características distintivas por parte de los adultos. Diversas especies estudiadas han demostrado tener la habilidad de reconocer directamente a su prole y desarrollar comportamientos discriminatorios solo cuando el riesgo de confundirla es alto. Sin embargo, en circunstancias donde la evidencia social o del lugar garanticen el parentesco de los individuos a identificar, las especies hacen uso preferentemente de mecanismos de reconocimiento indirecto. Burt (1977) y Graven (1990), sugieren en sus respectivos trabajos que la congestión extrema de las colonias, la homogeneidad de los nidos, la movilidad de las crías, y la incertidumbre de paternidad, son las mayores presiones selectivas que operan para que las especies desarrollen reconocimiento parental directo. En algunos casos las presiones son tan grandes que especies como *Sterna maxima* y *Struthio camelus* tienen la capacidad de reconocer a sus propios huevos tan bien como a sus crías (Buckley & Buckley, 1972). En otros casos como en *Riparia riparia* existen marcadas diferencias sexuales en la habilidad para reconocer a sus crías; Beecher *et al.* (1981a) reportaron que mientras el mayor número de expulsiones de crías ajenas lo realizaron las hembras, el mayor número de alimentaciones erradas las dieron los machos. Al respecto el autor cita como una posible causa que un macho podría tener más genes en la colonia que una hembra por lo que hasta cierto punto le beneficiaría alimentar a una cría ajena dada la probabilidad de que esta fuera suya.

Se ha propuesto que la habilidad discriminatoria de los padres puede tener un costo muy alto debido a la posibilidad de que los adultos cometan un error y rechacen a sus propias crías, lo que suele ser más frecuente cuando las aves emplean reconocimiento directo. Debido a esto se piensa que la selección natural tiende a favorecer en los padres la regla de decisión de aceptar a la cría que se encuentre en el nido, aunque en algunas ocasiones y bajo ciertas circunstancias esta no sea la propia (Davies & Carrick, 1962). Aceptar a una cría extraña usualmente es menos costoso que rechazar a una propia (Beecher *et al.* 1981a). Cuando los padres no reconocen a sus crías por mecanismos directos, de cualquier modo aún les puede ser posible

identificar a las crías intrusas por la evidencia directa proporcionada por ellas mismas (diferencias en apariencia, tamaño, voz y conducta con respecto a la cría original, o a la presencia de esta última en el nido; Beecher, 1988).

Davies & Carrick (1962) plantearon que en las aves coloniales los padres sólo precisan y despliegan reconocimiento y discriminación por sus crías, justo previo o en coincidencia con el principio de la movilidad de las mismas. Frecuentemente esto sucede cuando las crías se encuentran a punto de emplumar. Entre los diversos estudios que corroboran lo anterior se encuentran los de las golondrinas *Riparia riparia*, *Sterna bergii*, *Iridoprocne bicolor*, *Hirundo rustica*, el abejarruco *Merops apiaster* y los súlidos *Sula leucogaster*, y *S. nebouxii* (Beecher, 1981a; Davies & Carrick, 1962; Burt, 1977; Falls, 1982; Medvin & Beecher, 1986; Lessells *et al.* 1991; Córdoba *et al.* 1992; Contreras, 1996). En todos los casos se descubrió que poco tiempo antes del emplumado, las crías emiten señales distintivas (la mayor parte de éstas vocales) potencialmente diferenciables por sus padres. De acuerdo con estas observaciones, las aves coloniales que siguen el patrón descrito únicamente cuentan con la información contextual (reconocimiento indirecto) para poder llegar a sus crías mientras éstas no empluman aún. Una vez que las crías logran emplumar, los padres emplean los rasgos o conductas distintivas adquiridas por ellas para discriminarlas. Esto significa que muchas aves cambian de mecanismo de reconocimiento de parentesco; primero hacen uso de reconocimiento indirecto para llegar a sus crías y posteriormente utilizan reconocimiento directo para distinguirlas de otras. Beecher (1981b) sugiere que la permanencia de las crías en el nido es determinante, pues es el periodo donde los padres aprenden a reconocer las características individuales de sus crías, características que posteriormente utilizarán para su discriminación

Además de en la colonialidad el reconocimiento parental suele ser común en especies con crías altriciales. En las aves puede existir un prolongado periodo de dependencia de los jóvenes a los padres, circunstancia que frecuentemente conduce a la aparición de reconocimiento padre-cría. Según explican

Michener & Smith (1987), la conducta de reconocimiento padre-cría en algunas especies implica procesos de habituación y condicionamiento que suelen desarrollarse mejor mientras mas extensa es la relación. El reconocimiento de la prole sin embargo, no es consecuencia inevitable de una relación extensa, pues en algunos casos, al no existir las presiones de selección que se predice operan para que las aves deban expresar reconocimiento, este no aparece. En contraste, al contrario de lo que podríamos esperar, en las especies nidífugas, el corto tiempo que dura la relación entre los padres y las crías a veces es suficiente para que éstos desarrollen mecanismos de reconocimiento por aprendizaje (Beecher, 1981a).

En diversos grupos de animales, y específicamente en las aves, se ha demostrado que algunas particularidades de la historia natural de las especies conllevan frecuentemente a la aparición de conductas de reconocimiento. Stoddard & Beecher (1983) por ejemplo, reportan una alta variabilidad fenotípica de las crías en colonias densas en comparación con la variabilidad que presentan las crías de especies no coloniales o de colonias poco densas. La capacidad para discriminar a sus propias crías es citada generalmente como evidencia de reconocimiento de parentesco y como condición adaptativa en especies coloniales. En este estudio se describe experimentalmente el reconocimiento padre-cría en un ave marina colonial. La fragata común (*Fregata magnificens*) es una especie apropiada para poner a prueba la discriminación parental mediante manipulaciones experimentales. El carácter altricial de sus crías, el extenso periodo de dependencia de éstas, y los frecuentes periodos en que ellas deben permanecer solas en su nido entre alimentaciones, son características que hacen factible y predecible la utilización de mecanismos de reconocimiento y discriminación entre los padres y su cría.

1.5 HISTORIA NATURAL DE LA FRAGATA

La fragata o tijaereta pertenece al orden de los Pelecaniformes que incluye aves marinas coloniales como los pájaros bobos y los pelicanos (Cracraft, 1985; Sibley y Ahlquist, 1989), aunque evidencias de la hibridación del ADN la ubican en el orden Ciconiiformes, al que pertenecen grupos como los pingüinos, petreles, y albatros (Sibley y Ahlquist, 1989; Sibley *et al.* 1988). La familia Fregatidae esta constituida por cinco especies en un solo género: *Fregata minor*, *F. ariel*, *F. magnificens*, *F. aquila* y, *F. andrewsi* (Nelson, 1967; Schreiber y Clapp, 1987).

Los rasgos morfológicos característicos del género son el gran desarrollo de los músculos pectorales externos, una cola larga bifurcada, alas extensas y la mayor relación superficie alar/peso corporal encontrada en aves marinas (Nelson, 1975). Todas las fragatas presentan un dimorfismo sexual marcado y en *F. magnificens*, el macho es entre 6-12% más pequeño que las hembras, su plumaje y patas son negros y poseen una bolsa gular completamente roja en época de apareamiento. Las hembras tienen cerca de 2 m de envergadura alar y 1.8 kg de peso (J.L. Osorno, com. pers.). Su plumaje es negro pero presentan parches blancos en cuello, pecho y vientre, la piel de sus patas es de tono rojizo, y el tono de su pico es ligeramente azulado (Nelson, 1975).

Las fragatas anidan densamente (frecuentemente a 40 cm de distancia) en pequeñas plataformas que ellas mismas construyen en las ramas de los árboles (Osorno com pers.). La hembra pone un sólo huevo alrededor de dos semanas después de establecida la pareja. La eclosión de las crías ocurre aproximadamente a los 56 días de incubación (Osorno, 1996). Las crías de las fragata son altricias y requieren un cuidado parental extremadamente largo. En *F. magnificens*, machos y hembras invierten de manera semejante en el cuidado de la cría hasta los 40 días de edad de ésta (Durand, 1992; Osorno, 1996). Después de los 40 días los machos desiertan el nido y la hembra sigue alimentando a la cría los casi seis meses que ésta permanece en el nido hasta el emplumado y los cerca de nueve meses más después del

mismo, pues aunque los juveniles ya dominan el vuelo, requieren de muchos meses para perfeccionar sus técnicas de alimentación, lo que extiende la dependencia de la madre (Osorno,1996). Durante la temporada de campo de 1993 en Isla Isabel una hembra adulta fue observada alimentando a un juvenil marcado de dos años de edad (J.L.Osorno, com. pers.), lo que podría ser una prueba del largo periodo de dependencia de las crías en la fragata. En *F. magnificens* se especula que una hembra exitosa, sólo puede aparearse cada dos años (ciclo bianual), en tanto que en los machos, debido a asimetrías en la inversión parental (el macho deserta del nido cuando las crías tienen entre uno y tres meses de edad; Diamond,1972,1973, Trivelpiece & Ferraris,1987; Durand,1992), el ciclo de apareamiento podría ser de una vez cada año (Diamond,1972; Osorno,1996).

El proceso de incubación y de crianza se realiza mediante relevos de ambos padres. Sin embargo, cuando las crías se encuentran entre los 30-40 días de edad ya son capaces de termorregular y son dejadas solas en el nido (Durand,1992). Aunque los padres frecuentemente se perchan cerca del nido y al ocurrir alguna perturbación reaccionan arribando a él, sus visitas sólo se efectúan para alimentar a las crías una vez cada tres días ($X= 0.87$, e.e.= 0.095, n=28; Osorno,1996), lo que reiteradamente sucede también por las noches (Durand,1992). Aún cuando el nido se encuentre vacío, los padres siguen visitandolo por algún tiempo, con frecuencia similar con la que lo hacían cuando la cría se hallaba en él (obs.pers.).

Las alimentaciones a los juveniles voladores se llevan a cabo mediando interacciones vocales y posturas de solicitud ritualizadas. Las crías de fragata solicitan alimento realizando un repetitivo movimiento vertical de su pico y cabeza acompañado por vocalizaciones muy características. Las vocalizaciones del adulto con su cría voladora frecuentemente fueron observadas estando ambos en pleno vuelo o bien estando el juvenil perchado (usualmente a decenas de metros del nido original en lugares en los que el juvenil puede confundirse con otros similares) y la madre sobrevolando el área. En *F. magnificens* no existen estudios publicados que citen reconocimiento padre-cría. Sin embargo docenas de observaciones de

alimentaciones entre individuos marcados indican que el reconocimiento padre-hijo está ya bien desarrollado en las fragatas cuando las crías empiezan a volar a las 26 semanas de edad (machos: $X= 175.6$ días, $e.e= 5.1$, $n= 12$; hembras: $X= 185.0$ días, $e.e= 4.6$, $n= 13$; Osorno, 1996).

II OBJETIVOS

En este estudio se describió el desarrollo del reconocimiento padre-cría en *Fregata magnificens*. En particular los objetivos fueron:

- a) Determinar la edad de las crías a la cual los padres desarrollan conductas discriminatorias hacia ellas.
- b) Distinguir el desarrollo de los mecanismos de reconocimiento directo e indirecto en la fragata.
- c) Analizar las diferencias entre machos y hembras en cuanto a su habilidad para discriminar a sus crías.
- d) Describir la importancia de la agregación social en el desarrollo de discriminación padre-cría.
- e) Determinar si en las crías pequeñas, los padres aún en ausencia de discriminación individual, son capaces de reconocer diferencias de tamaño.

2.1 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Se pusieron a prueba las siguientes hipótesis relativas a los objetivos anteriores:

(1) Debido a los costos de dirigir cuidados a crías ajenas, es de esperarse que los padres deberían desarrollar reconocimiento por sus crías, sólo cuando la probabilidad de otorgar inadecuadamente el cuidado parental a crías ajenas aumenta (Fletcher & Michener, 1987; Davies y Carrick, 1962; Beecher, 1981a). En el caso de la fragata se sugiere que el reconocimiento es necesario cuando las crías adquieren mayor movilidad. Se predice que los padres no reconocerán individualmente a sus crías en las primeras etapas de desarrollo pero que al final (al emplumar las crías o poco tiempo antes) los padres discriminarán.

alimentaciones entre individuos marcados indican que el reconocimiento padre-hijo está ya bien desarrollado en las fragatas cuando las crías empiezan a volar a las 26 semanas de edad (machos: $X= 175.6$ días, $e.e= 5.1$, $n= 12$; hembras: $X= 185.0$ días, $e.e= 4.6$, $n= 13$; Osorno, 1996).

II OBJETIVOS

En este estudio se describió el desarrollo del reconocimiento padre-cría en *Fregata magnificens*. En particular los objetivos fueron:

- a) Determinar la edad de las crías a la cual los padres desarrollan conductas discriminatorias hacia ellas.
- b) Distinguir el desarrollo de los mecanismos de reconocimiento directo e indirecto en la fragata.
- c) Analizar las diferencias entre machos y hembras en cuanto a su habilidad para discriminar a sus crías.
- d) Describir la importancia de la agregación social en el desarrollo de discriminación padre-cría.
- e) Determinar si en las crías pequeñas, los padres aún en ausencia de discriminación individual, son capaces de reconocer diferencias de tamaño.

2.1 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Se pusieron a prueba las siguientes hipótesis relativas a los objetivos anteriores:

(1) Debido a los costos de dirigir cuidados a crías ajenas, es de esperarse que los padres deberían desarrollar reconocimiento por sus crías, sólo cuando la probabilidad de otorgar inadecuadamente el cuidado parental a crías ajenas aumenta (Fletcher & Michener, 1987; Davies y Carrick, 1962; Beecher, 1981a) En el caso de la fragata se sugiere que el reconocimiento es necesario cuando las crías adquieren mayor movilidad. Se predice que los padres no reconocerán individualmente a sus crías en las primeras etapas de desarrollo pero que al final (al emplumar las crías o poco tiempo antes) los padres discriminarán.

(2) Si se comprueba que el reconocimiento directo de las crías sólo se desarrolla cercano al emplumado (Davies y Carrick, 1962), en las primeras etapas del desarrollo de sus hijos los padres sólo reconocerán el sitio (reconocimiento indirecto; Waldman, 1983) en el que se halla el nido y no a la cría en sí (reconocimiento directo; Waldman *et al.* 1988). Se predice que toda aproximación de los padres a su cría anterior al periodo de emplumado (que es la etapa de adquisición de la mayor movilidad de las crías) se realizará mediante el uso de mecanismos de reconocimiento indirecto (aceptando a la cría que se encuentra en el nido "contexto adecuado" aún sin que esta aporte su identidad).

(3) Dado que la inversión de los machos termina frecuentemente mucho antes de que las crías emplumen (Diamond, 1972, 1973, Trivelpiece & Ferraris, 1987; Durand, 1992; Osorno, 1996), es posible que los machos no desarrollen reconocimiento por sus crías; que la habilidad que tengan estos para discriminarlas sea comparativamente menor que la habilidad de las hembras o que el reconocimiento en los machos se desarrolle más rápido.

(4) La agregación social se ha reportado como factor que promueve el desarrollo de habilidades de reconocimiento parental en especies coloniales (Hamilton, 1987a; Waldman *et al.* 1988; Burt, 1977; Graven, 1990), así que es probable que en la fragata la agregación afecte también el reconocimiento. La predicción al respecto es que, mientras mayor sea el número de nidos en un área, más pronto los padres deberían desarrollar conductas discriminatorias o bien mayor será la frecuencia de conductas discriminatorias correctamente asignadas, evitando así equivocarse sus cuidados y dirigirlos sólo a su propia cría.

(5) Si las fragatas son capaces de discriminar a su cría de otra introducida de similares características, y esto sólo es evidente cuando las crías se hallan cercanas a emplumar, esto no obsta para que desde antes de esta etapa, los padres ya tengan la habilidad de reconocer diferencias más conspicuas, como las diferencias de tamaño. La predicción es que aún cuando las crías de la fragata se encuentren en etapas

tempranas (en las que aún no se desarrolla discriminación individual), discriminarán a crías de tamaño diferente que la propia (más grandes y más chicas).

III MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevo a cabo en la Isla Isabel, situada en la plataforma continental a 28 km de la costa de Nayarit, y a 61.5 km al NE de las Islas Mariás (21°52' N y 105°54' W). La isla, de origen volcánico, tiene un área de 1.94 km² y está situada biogeográficamente en la provincia sur del Golfo de California (Gaviño y Uribe, 1978). Las costas de la isla están formadas principalmente por acantilados, algunas playas y varios islotes. El relieve interior presenta una topografía irregular constituida por elevaciones de hasta 85 m, depresiones y un cráter en el centro de la isla con un lago hipersalino en su interior (Ruiz, 1977 en Castillo y Chávez-Peón, 1983).

Las fragatas constituyen la población más evidente de aves marinas que anidan en la isla Isabel. De acuerdo a estimaciones hechas en 1987 la colonia constaba de cerca de 3,600 nidos distribuidos en toda la isla lo que correspondería a una población total de más de 10,000 individuos tomando en cuenta adultos reproductivos, subadultos, juveniles y crías (Osorno datos no publ.). Esto la convierte en una de las colonias reproductivas de mayor tamaño en México y en el mundo, a excepción de Isla Santa Margarita en Baja California Sur (~40,000 individuos; Moreno y Carmona, 1988). En la Isla Isabel *F. magnificens* cuenta con varios asentamientos de anidación y de percha, dispuestos en la isla en gran medida de acuerdo a la disponibilidad de árboles *Crataeva tapia* y *Euphorbia schlehtendalli* que son los que prefieren para anidar. Entre los sitios de anidación de mayor densidad están la Playa del Ocaso y la Bahía de los Pescadores al SW, Costa Fragatas al SE, y la planicie norte de la isla. Las zonas de percha son, el Lago Cráter y las laderas occidentales de los cerros de la isla (Osorno, com.pers.).

tempranas (en las que aún no se desarrolla discriminación individual), discriminarán a crías de tamaño diferente que la propia (más grandes y más chicas).

III MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevo a cabo en la Isla Isabel, situada en la plataforma continental a 28 km de la costa de Nayarit, y a 61.5 km al NE de las Islas Marías (21°52' N y 105°54' W). La isla, de origen volcánico, tiene un área de 1.94 km² y está situada biogeográficamente en la provincia sur del Golfo de California (Gaviño y Uribe, 1978). Las costas de la isla están formadas principalmente por acantilados, algunas playas y varios islotes. El relieve interior presenta una topografía irregular constituida por elevaciones de hasta 85 m, depresiones y un cráter en el centro de la isla con un lago hipersalino en su interior (Ruiz, 1977 en Castillo y Chávez-Peón, 1983).

Las fragatas constituyen la población más evidente de aves marinas que anidan en la isla Isabel. De acuerdo a estimaciones hechas en 1987 la colonia constaba de cerca de 3,600 nidos distribuidos en toda la isla lo que correspondería a una población total de más de 10,000 individuos tomando en cuenta adultos reproductivos, subadultos, juveniles y crías (Osorno datos no publ.). Esto la convierte en una de las colonias reproductivas de mayor tamaño en México y en el mundo, a excepción de Isla Santa Margarita en Baja California Sur (~40,000 individuos; Moreno y Carmona, 1988). En la Isla Isabel *F. magnificens* cuenta con varios asentamientos de anidación y de percha, dispuestos en la isla en gran medida de acuerdo a la disponibilidad de árboles *Crataeva tapia* y *Euphorbia schlechtendalli* que son los que prefieren para anidar. Entre los sitios de anidación de mayor densidad están la Playa del Ocaso y la Bahía de los Pescadores al SW, Costa Fragatas al SE, y la planicie norte de la isla. Las zonas de percha son, el Lago Cráter y las laderas occidentales de los cerros de la isla (Osorno, com.pers.).

3.2 TRABAJO DE CAMPO

El estudio se llevó a cabo de febrero a julio de 1994. Las observaciones fueron realizadas en los lugares conocidos como Playa del Ocaso y la Construcción ambas al SW de la isla. Ambos sitios fueron elegidos en función a su ubicación, densidad y accesibilidad de nidos.

3.2.1 Sujetos y manipulación experimental

Las manipulaciones implicaron intercambios recíprocos de crías entre nidos situados a distancia variable de más de 1.5m (rango=1.5-130m). A cada nido experimental se le asignó un nido control en la misma fecha y zona y con crías de tamaño similar, lo que controló los efectos debidos a la fecha de manipulación, edad y tamaño de las crías. No se controló el sexo de las crías pues no es posible conocerlo sino hasta cerca del emplumado (Durand, 1992). Durante todo el estudio se mantuvo un número semejante de nidos control y experimental en cada categoría de edad. Los intercambios se efectuaron con crías de tres clases de edad representando tres etapas de desarrollo entre la eclosión y el emplumado. Las clases de edad fueron atribuidas de acuerdo a la atención de los padres y el grado de emplumado de las crías. Las medidas del pico y su equivalente en la edad que se estableció para cada clase están en la tabla 1.

Tabla 1. Clases de edad en relación al desarrollo del plumaje, tamaño de las crías y atención de los padres.

Clase de edad	Rango de edad (días)	Rango de medida del pico (mm)	Atención de los padres y/o fisonomía de la cría
1	20-30	47-60	Solos en el nido/plumón y escapulares
2	40-50	72-83	Desertados por el macho/plumas primarias
3	70-90	98-114	Media ulna emplumada

La edad de las crías fué estimada de acuerdo a la medida del pico, interpolando ésta en una curva de crecimiento de crías de edad conocida (Durand, 1992). Los pares de crías elegidas para cada intercambio

fueron siempre con el mismo desarrollo del plumaje y de tamaño y peso similar, con diferencias no mayores a 3 mm de la longitud de su pico (excepto en el experimento 5).

Antes de comenzar el estudio, se realizó un marcaje intensivo de aves y nidos identificando así las parejas de crías a intercambiar durante los experimentos (se usaron marcas de plástico de tres dígitos para los nidos y las alas de los adultos). El marcaje y seguimiento de individuos y nidos se realizó mediante revisiones semanales nocturnas disminuyendo al mínimo la perturbación a la colonia. Del total de los nidos utilizados ($n=127$), en el 26% (33) ambos padres fueron marcados, en el 39% (50) sólo se marcó a la hembra, en el 21% (27) sólo se marcó al macho, y en 13% (17) de los nidos no se logró marcar a ninguno de los padres, por lo que las crías de estos nidos sólo se usaron para los intercambios y no se incluyeron en ningún análisis.

En este trabajo sólo se reportan las interacciones con individuos marcados, y cada interacción se tomó como una situación independiente, bajo el supuesto de que cada adulto evalúa independientemente su respuesta hacia la cría focal con la que interactúa. Se observaron 192 interacciones de adultos marcados con crías focales. El 36% (70) de dichas interacciones fue registrado en nidos con crías de la clase de edad 1, 30% (57) fue registrado con crías de la clase de edad 2, y el 34% (65) restante se registró con crías de la clase de edad 3. Del número total de las interacciones el 55% (105) fueron observadas en nidos control y el 45% (87) en nidos del lote experimental. Del mismo total, el 62% (119) fueron realizadas por hembras y 38% (73) machos. Aunque el diseño original fue pareado, debido a la falta de visitas de algunos padres o a la falta de marca en otros el diseño final resultó desbalanceado.

3.2.2 Registros de Conducta

Cada nido manipulado fué observado de las 08:00hrs a las 18:00hrs ($\bar{X}=579.36$ min, $s.e.=7.70$ min), por dos personas relevándose en las observaciones cada dos horas y media. Debido a que en las fragatas los relevos o visitas de los padres al nido ocurren con poca frecuencia fue posible que un observador

registrara simultáneamente la actividad de entre 6 y 10 nidos a la vez. Cada puesto de observación fue instalado a una distancia no menor de 15 m de los nidos observados.

Cada nido experimental se observó durante tres días consecutivos: el día premanipulación, el día de manipulación, y el día postmanipulación. Los registros de los días previo y posterior al de la manipulación sirvieron como un segundo control para garantizar que el efecto resultante fuera producto exclusivo de la variable que se manipuló, y no de la manipulación en sí. En el primer y tercer días de observación y registro los nidos no eran perturbados. El segundo día se intercambiaron las crías en los nidos del lote experimental y se simuló el intercambio en los nidos del lote control. La manipulación fue llevada a cabo por dos personas a la vez. A cada una le correspondió retirar una de las crías de su nido original y trasladarla hasta estar en contacto con la otra cría, intercambiarlas y luego colocarlas en el nido opuesto. En los nidos control se hacía la manipulación pero las crías no se intercambiaban. Al término del periodo de observación o tan pronto ocurrían picotazos, las crías eran regresadas a sus nidos originales.

Para cada nido observado se registró: 1) Frecuencia de alimentaciones: registradas cada vez que una cría metía su pico en el pico del adulto. Esta pauta se registró como frecuencia de eventos durante la observación; 2) Picotazos: movimiento rápido del cuello y pico de un ave (cualquiera) haciendo contacto con el cuerpo de la cría en el nido observado. Para evitar daño a las crías, una vez que un picotazo se presentaba se paraba el experimento, de tal forma que sólo se registró la ocurrencia o no de picotazos en cada interacción y no su frecuencia; 3) Latencias: registro del tiempo en minutos que transcurrió desde: a) la llegada de los padres al nido hasta su salida (tiempo de permanencia); b) la primera solicitud de alimento de la cría hasta que fue alimentada (se decidió registrar la presencia o ausencia de solicitudes cada 3 mn); c) la llegada del adulto hasta la alimentación de la cría; d) la primera hasta la última solicitud de alimento de la cría; 4) Otras pautas registradas como frecuencia de eventos o simplemente ocurrencia durante la observación fueron: a) vuelo estático (los padres sobrevuelan el nido sin aterrizar en él, pauta de conducta

común cuando los padres evidentemente dudan en aterrizar en el nido); registrado como ocurrencia; b) actitudes de defensa de las crías o de los adultos (frecuentemente las fragatas adultas y crías tienen que defenderse de congéneres que intentan robar alimento, fragmentos del nido, el nido completo o agredir a las crías); c) eventos de acicalamiento (los adultos acostumbran limpiar el plumaje de sus propias crías de parásitos y desechos); d) voz de alarma de las crías (la gran mayoría de las crías emiten un chillido agudo, intermitente y repetitivo cuando se hallan particularmente inquietas; principalmente cuando quien llega al nido no es identificado como su padre, o bien cuando este las agrede).

3.3 DISEÑO EXPERIMENTAL DE ACUERDO A CADA HIPÓTESIS

Para analizar las hipótesis se hicieron intercambios recíprocos entre nidos con crías de tamaño similar. Los experimentos de intercambio se diseñaron para poner a prueba la habilidad discriminativa de los padres bajo diferentes circunstancias de acuerdo a las hipótesis desarrolladas:

3.3.1 Diseño experimental para la hipótesis 1

Para determinar el momento del desarrollo de las crías en el que sus padres ya son capaces de manifestar discriminación parental, se registró el comportamiento agresivo o afiliativo de los mismos al enfrentarlos en su nido a una cría ajena (introducida e intercambiada por la propia), en tres etapas de desarrollo.

3.3.2 Diseño experimental para la hipótesis 2

Para precisar la edad de las crías a la que son reconocidas directamente por sus padres (y por lo tanto el nido deja de ser el estímulo básico para su identificación), se probó la conducta de los adultos al enfrentarlos simultáneamente a una cría ajena introducida en su propio nido, y su propia cría en un nido vecino (a <5m de distancia).

3.3.3 Diseño experimental para la hipótesis 3

Para determinar si existen diferencias en la habilidad discriminativa de ambos sexos, y una vez que se hubieron realizado los intercambios recíprocos de crías, se examinó el número total de hembras y machos que discriminaron correcta o equivocadamente a la cría que se hallaba en su nido.

3.3.4 Diseño experimental para la hipótesis 4

Para establecer si el grado de agregación de los nidos está relacionado con el desarrollo de discriminación parental en la fragata, los nidos utilizados en el lote experimental fueron catalogados en dos categorías de agregación en relación con un área de aproximadamente 9 m² alrededor del nido focal (área establecida arbitrariamente): a) "poco agregados", cuando en el área descrita se hallaban menos de 3 nidos vecinos; b) "hacinados", cuando estaban presentes 3 o más nidos en el área del nido focal.

3.3.5 Diseño experimental para la hipótesis 5

Con el objetivo de establecer si los padres son capaces de discriminar a crías ajenas de diferente tamaño a la propia antes de la edad a la que estos ya reconocen individualmente, se realizaron 15 intercambios recíprocos de crías de diferente tamaño (de 10 a 30 mm de diferencia en la longitud del pico), y se registró la conducta para determinar si los padres mostraban algún desplante discriminatorio con estas crías. Esto sólo se hizo con crías de la clase de edad 1.

3.4 ANÁLISIS DE DATOS

En este trabajo se examinó la discriminación del padre a la cría y no lo contrario. Para este efecto, se clasificaron los comportamientos en dos categorías: aquellos que fueron interpretados como evidencia de aceptación y tolerancia del padre a la cría con la que este interactuaba "conductas de aceptación", y aquellas conductas que manifestaron claro rechazo o falta de aceptación por parte de los padres hacia la

cría que está en su nido "conductas de rechazo". Entre las conductas de la primera categoría están las alimentaciones y los tiempos extensos de permanencia y cortos de latencia. El supuesto aquí es que los adultos permanecerán más tiempo con las crías propias que con las ajenas, y demorarán comparativamente menos tiempo en alimentar a su propia cría que a la cría introducida en su lugar, una vez que: a) el adulto llege al nido; b) la cría solicite alimento en presencia del adulto en el nido. Entre las conductas de rechazo están los picotazos y los tiempos cortos de permanencia y extensos de latencia. Dada la dificultad de clasificar el resto de las conductas registradas dentro de una u otra de las categorías consideradas para el análisis, esa información sólo se usó para la descripción general del comportamiento discriminatorio de las fragatas. En el caso de los tiempos de permanencia y de latencia reportados, se excluyeron aquellas interacciones en las que se interrumpió la observación debido al término del periodo de registró o a la suspensión temporal del mismo (cuando se removió a la cría antes de acabar la observación).

Se consideró para el análisis cada dato de la interacción de un adulto marcado con una cría focal. Salvo en los casos en los que se especifique otra cosa, en todos los casos las comparaciones se hicieron entre lotes experimental y control (las crías del lote control fueron las originales "crías propias", y las experimentales fueron las "crías ajenas" introducidas), entre las tres clases de edad de las crías y entre los tres días de observación establecidos (día premanipulación, día de manipulación y día postmanipulación). Debido a que en algunos casos los padres marcados no llegaron a los nidos focales en los días de observación (n=62), el análisis de los intercambios entre nidos experimentales y controles no se pudo hacer pareado, lo que restó poder al mismo.

Para el análisis estadístico de las conductas se utilizaron: la ocurrencia o ausencia de alimentaciones o picotazos en lugar de su frecuencia; el número de eventos (frecuencia) de vuelo estático y acicalamientos; y las medianas del tiempo de permanencia, tiempos de solicitud y latencias. Las proporciones en los análisis se calcularon en todos los casos, con base en el número de interacciones de padres marcados con crías

focales. Los datos de frecuencias y aquellos no normales fueron analizados con la prueba de Fisher y la U de Mann-Whitney, respectivamente. Para las comparaciones entre días premanipulación y postmanipulación se utilizó la prueba de McNemar. Las pruebas fueron de una cola siempre que la predicción de la hipótesis fué direccional y de dos colas cuando se trató de datos descriptivos. El resto de los análisis estadísticos se realizaron usando los programas GraphPad InStat versión 2.0 (Ritchie, 1993), y SigmaStat, SigmaPlot versión 2.0 (Jandel Corp., 1994)

IV RESULTADOS

4.1 EFECTO DE LA MANIPULACIÓN (SÓLO ALIMENTACIONES Y PICOTAZOS)

Las crías de los lotes experimental y control de las clases de edad 1, 2 y 3, no sufrieron ninguna agresión ni el día previo ni el día posterior al de la manipulación. En cuanto a las alimentaciones, no se encontraron diferencias entre los días previo y posterior a la manipulación, en ninguna de las tres clases de edad, ni en el lote control (edad 2: McNemar, $p=0.26$; edad 3: McNemar, $p=0.09$), ni en el lote experimental (edad 2: McNemar, $p=1.00$; edad 3: McNemar, $p=0.28$). En ambos lotes de nidos no se pudo analizar los datos de la clase de edad 1 debido a que al menos uno de los números fue igual a cero.

Durante los días de manipulación al finalizar los experimentos (una vez concluido el periodo de observación establecido o parado el experimento por agresiones hacia la cría), y regresar a las crías del lote experimental a sus nidos originales, se registró antes de concluir los periodos de observación (en observaciones oportunistas), que el 23% ($n=5$) de los padres regresaron a sus propios nidos esta vez encontrando en ellos a su cría original de las clases de edad 2 y 3 (no se observó a ningún adulto regresando al nido en crías de edad 1). El 80% ($n=4$) de estos padres alimentó a su verdadera cría (en todos estos casos la cría pertenecía a la clase de edad 3). En un caso, el adulto permaneció con la cría 120 min sin alimentarla (único caso de una cría de clase de edad 2 con la que regresó el padre). En todos los casos mencionados, antes de reintroducir a la cría original, los mismos adultos fueron reportados agrediendo a las crías ajenas

focales. Los datos de frecuencias y aquellos no normales fueron analizados con la prueba de Fisher y la U de Mann-Whitney, respectivamente. Para las comparaciones entre días premanipulación y postmanipulación se utilizó la prueba de McNemar. Las pruebas fueron de una cola siempre que la predicción de la hipótesis fué direccional y de dos colas cuando se trató de datos descriptivos. El resto de los análisis estadísticos se realizaron usando los programas GraphPad InStat versión 2.0 (Ritchie, 1993), y SigmaStat, SigmaPlot versión 2.0 (Jandel Corp., 1994).

IV RESULTADOS

4.1 EFECTO DE LA MANIPULACIÓN (SÓLO ALIMENTACIONES Y PICOTAZOS)

Las crías de los lotes experimental y control de las clases de edad 1, 2 y 3, no sufrieron ninguna agresión ni el día previo ni el día posterior al de la manipulación. En cuanto a las alimentaciones, no se encontraron diferencias entre los días previo y posterior a la manipulación, en ninguna de las tres clases de edad, ni en el lote control (edad 2: McNemar, $p=0.26$; edad 3: McNemar, $p=0.09$), ni en el lote experimental (edad 2: McNemar, $p=1.00$; edad 3: McNemar, $p=0.28$). En ambos lotes de nidos no se pudo analizar los datos de la clase de edad 1 debido a que al menos uno de los números fue igual a cero.

Durante los días de manipulación al finalizar los experimentos (una vez concluido el periodo de observación establecido o parado el experimento por agresiones hacia la cría), y regresar a las crías del lote experimental a sus nidos originales, se registró antes de concluir los periodos de observación (en observaciones oportunistas), que el 23% ($n=5$) de los padres regresaron a sus propios nidos esta vez encontrando en ellos a su cría original de las clases de edad 2 y 3 (no se observó a ningún adulto regresando al nido en crías de edad 1). El 80% ($n=4$) de estos padres alimentó a su verdadera cría (en todos estos casos la cría pertenecía a la clase de edad 3). En un caso, el adulto permaneció con la cría 120 min sin alimentarla (único caso de una cría de clase de edad 2 con la que regresó el padre). En todos los casos mencionados, antes de reintroducir a la cría original, los mismos adultos fueron reportados agrediendo a las crías ajenas

introducidas que ocupaban sus respectivos nidos. En el 78% de los casos ($n=7$) en los que se observó a un adulto picotear a la cría que había sido introducida a su nido en lugar de la suya el día de la manipulación, se observó a ese mismo adulto el día previo o posterior al de la manipulación (o ambos días), alimentando a su cría original en el mismo nido.

4.2 DESCRIPCIÓN DE LA CONDUCTA ENTRE CONTROLES Y EXPERIMENTALES

4.2.1 Tiempo de permanencia de los adultos con las crías

La proporción del tiempo de observación que los adultos permanecieron con las crías propias (controles) y ajenas (experimentales) no difirió en las clases de edad 1 (U de Mann-Whitney, $U=32$, $p=0.74$, $n_{\text{ctrl}}=8$, $n_{\text{exp}}=9$; Figura 1) y 2 ($U=27$, $p=0.94$, $n_{\text{ctrl}}=8$, $n_{\text{exp}}=7$; Figura 1). En contraste, en la clase de edad 3, los adultos permanecieron 88% más tiempo con las crías ajenas ($n=11$) que con las propias ($n=12$; $U=34$, $p=0.04$).

4.2.2 Latencias

En comparación con los controles, las latencias de la 1ª solicitud a la 1ª alimentación y de la última llegada a la 1ª alimentación para las crías experimentales de las 3 clases de edad no difirieron significativamente (Tabla 2), aún cuando fueron mayores en 2 y 3 órdenes de magnitud respectivamente, y en la clase de edad 1 las diferencias en la latencia entre 1ª solicitud a la 1ª alimentación fueron marginalmente significativas. Las crías de la clase de edad 2 y 3 presentaron valores similares en el lote control y en el experimental para ambas latencias (Tabla 2).

Los tiempos totales de solicitud de alimento de las crías fueron, en la clase de edad 1, 29% mayores en el lote control que en el experimental; en la clase de edad 2, 25% mayores en el lote experimental que en el control; en la clase de edad 3, ambos lotes presentaron tiempos similares. Los tiempos invertidos por las crías en solicitudes antes de ser alimentadas fueron 33% más extensos en el lote experimental que en el lote

control sólo en la clase de edad 1. En las clases de edad 2 y 3 los tiempos fueron similares. No se encontraron diferencias significativas (Tabla 2).

4.2.3 Vuelos estáticos

Los vuelos estáticos sólo se observaron en nidos con crías ajenas de las clases de edad 1 y 3. No obstante, no se encontraron diferencias en la proporción de nidos de estas dos clases de edad que presentaron vuelos estáticos entre los lotes control y experimental (clase de edad 1, Fisher, $p=1.00$, $n_{ctrl}=14$, $n_{exp}=15$; clase de edad 3, Fisher, $p=0.22$, $n_{ctrl}=13$, $n_{exp}=13$).

4.2.4 Acicalamientos

Los acicalamientos fueron poco frecuentes. Durante las observaciones sólo el 6% de los adultos acicalaron a las crías ($n_{ctrl}=40$, $n_{exp}=37$). Los adultos sólo acicalaron a las crías propias ($n=14$) y ajenas ($n=15$) de la clase de edad 1, y no se encontraron diferencias significativas entre experimentales y controles (Fisher, $p=1.00$).

4.2.5 Conducta de hembras y machos

No obstante que no se encontraron diferencias significativas entre los tiempos de permanencia de machos y hembras con las crías en ninguna de las clases de edad, ambos sexos registraron variación en su patrón de permanencia. En el lote control, con las crías de las clases de edad 1 y 2, los machos permanecieron 30% y 91% mas tiempo que las hembras respectivamente; en contraste con las crías de la clase de edad 3, las hembras permanecieron 25% mas tiempo que los machos (Tabla 3). En el lote experimental se invirtió la tendencia; con las crías de las clases de edad 1 y 2, las hembras permanecieron 25% y 97% mas tiempo que los machos respectivamente, en tanto, con las crías de la clase de edad 3, los machos permanecieron 94% mas tiempo que las hembras (Tabla 3).

Aunque en los casos de las latencias de primera solicitud hasta alimentación y de última llegada hasta alimentación, los machos demoraron sensiblemente más tiempo que las hembras, el pequeño tamaño de la muestra imposibilitó realizar el análisis estadístico (Tabla 3).

No hubieron diferencias al comparar la proporción de alimentaciones ocurridas en el lote control entre machos y hembras en las clases de edad 1 (Fisher, $p=1.00$, $n_{mach}=7$, $n_{hem}=7$), 2 (Fisher, $p=0.59$, $n_{mach}=6$, $n_{hem}=7$) y 3 (Fisher, $p=1.00$, $n_{mach}=4$, $n_{hem}=9$; Figura 2). Tampoco hubieron diferencias en la proporción de alimentaciones en el lote experimental en las clases de edad 1 (Fisher, $p=1.00$, $n_{mach}=6$, $n_{hem}=9$), 2 (Fisher, $p=0.52$, $n_{mach}=5$, $n_{hem}=3$) y 3 (Fisher, $p=0.42$, $n_{mach}=3$, $n_{hem}=10$; Figura 2).

No se encontraron diferencias entre machos y hembras en cuanto a la proporción de nidos en los que estos dieron picotazos a las crías en el lote experimental, ni en la clase de edad 2 (Fisher, $p=1.00$, $n_{mach}=4$, $n_{hem}=5$), ni en la clase de edad 3 (Fisher, $p=0.70$, $n_{mach}=3$, $n_{hem}=10$; Figura 3). No se registraron agresiones ni en los nidos de la clase de edad 1 del lote experimental, ni en los nidos de las tres clases de edad del lote control.

Por otro lado, sólo se encontraron diferencias en la clase de edad 3 al comparar la proporción de alimentaciones (Fisher, $p=0.02$, $n_{hem/ctrl}=9$, $n_{hem/exp}=10$; Figura 2) y picotazos (Fisher, $p=0.003$, $n_{hem/ctrl}=9$, $n_{hem/exp}=10$; Figura 3) realizados por las hembras en el lote control con respecto a las hembras del lote experimental. Los machos no demostraron diferencias al comparar las alimentaciones y/o picotazos ocurridas entre los nidos control con respecto a los nidos del lote experimental en ninguna clase de edad de las crías (clase de edad 1, Fisher $p=0.65$, $n_{mach/ctrl}=7$, $n_{mach/exp}=6$; clase de edad 2, Fisher $p=0.26$, $n_{mach/ctrl}=6$, $n_{mach/exp}=4$; clase de edad 3, Fisher $p=0.62$, $n_{mach/ctrl}=4$, $n_{mach/exp}=3$).

Todos los vuelos estáticos observados fueron realizados por las hembras y sólo con las crías de las clases de edad 1 y 3 en el lote experimental. A pesar de esto, no se encontraron diferencias entre machos y

hembras en ambas clases de edad (edad 1, Fisher, $p=1.00$, $n_{mach}=6$, $n_{hem}=9$; edad 3, Fisher, $p=0.52$, $n_{mach}=3$, $n_{hem}=10$).

No se presentaron diferencias entre los acicalamiento efectuados por machos y hembras hacia crías propias (Fisher, $p=1.54$, $n_{mach}=7$, $n_{hem}=7$) y ajenas (Fisher, $p=0.52$, $n_{mach}=6$, $n_{hem}=9$) en la clase de edad 1 que fue en la única en la que ocurrieron acicalamientos.

4.3 RESULTADOS POR HIPÓTESIS (SÓLO SE INCLUYÓ LA PRESENCIA O AUSENCIA DE ALIMENTACIONES Y PICOTAZOS EL DÍA DE LA MANIPULACIÓN)

4.3.1 Hipótesis 1 “Edad de las crías a la que sus padres logran discriminarlas”

En consistencia con la predicción 1, la proporción de nidos de la clase de edad 3 en los que ocurrieron alimentaciones fue 75% mayor en los nidos control que en los nidos experimentales (Fisher, $p=0.02$, $n_{ctrl}=13$, $n_{exp}=13$; Figura 4). En contraste, en las clases de edad 1 (Fisher, $p=0.45$, $n_{ctrl}=14$, $n_{exp}=15$) y 2 (Fisher, $p=0.50$, $n_{ctrl}=13$, $n_{exp}=9$) no se encontraron diferencias en la proporción de nidos en los que ocurrieron alimentaciones entre nidos control y experimental (Figura 4).

Las agresiones a las crías sólo fueron registradas en interacciones de adultos con crías ajenas de las clases de edad mayor (clases de edad 2 y 3). No se registraron agresiones de adultos hacia sus propias crías, ni hacia crías experimentales de clase de edad 1. En la clase de edad 2 no hubieron diferencias entre el lote control y el experimental (Fisher $p=0.15$, $n_{ctrl}=12$, $n_{exp}=9$), en tanto que, en la clase de edad 3, el 54% ($n=7$) de los adultos agredieron a las crías ajenas introducidas al nido (Fisher $p=0.002$, $n_{ctrl}=13$, $n_{exp}=13$, Figura 5).

4.3.2 Hipótesis 2 “Reconocimiento directo o indirecto (por la cría o por el nido)”

Para poner a prueba esta hipótesis se analizaron los intercambios de crías vecinas de las tres clases de edad. La distancia entre los nidos vecinos intercambiados no excedió los 4.5 m ($X=2.4$ m, $d.e=1.34$, $n=7$).

De un total de 77 intercambios realizados (37 del lote experimental y 40 del lote control), 54% (n=42) fueron intercambios de crías entre nidos vecinos (dentro del rango de 4.5m).

Consistente con la predicción 2, los adultos con crías de la clase de edad 1 y 2 siempre llegaron y permanecieron en su propio nido aún cuando estuviera ocupado por la cría introducida. En la clase de edad 2, el 67% (n=2) de los adultos alimentaron a las crías introducidas mientras que el 33% (n=1) las picoteó. Sólo en la clase de edad 3 el 87% (n=7) de los adultos lograron llegar a sus crías aún cuando se encontraban en un nido distinto al suyo (corregir error de ubicación). En el 43% (n=3) del total de casos en los que los adultos corrigieron el error estos alimentaron a la cría al llegar al nido; en otro 43% (n=3) el adulto tras posarse en el nido permaneció un tiempo en él (mediana=55.7 min, rango=1-148 min, n=3); en el 14% (n=1) de los casos, el adulto sólo intentó posarse en el nido ajeno en donde se encontraba su cría original. No se presentaron casos en los que los adultos corrigieran el error en los nidos distantes aún en la clase de edad 3, tampoco se registraron adultos ajenos al nido arribando a este en el lote control. La diferencia en la proporción de nidos vecinos de los lotes control y experimental en los que ocurrieron correcciones (a menos de 4.5 m de distancia), fueron altamente significativas (Fisher, $p=0.004$, $n_{\text{control}}=5$, $n_{\text{experim}}=8$).

4.3.3 Hipótesis 3 “Diferencias sexuales en la habilidad discriminatoria”

Los datos no apoyaron la predicción de esta hipótesis ya que no se encontraron diferencias en la habilidad discriminatoria entre ambos sexos de adultos hacia las crías ajenas aún en la clase de edad 3, ni o que respecta a las alimentaciones (Fisher, $p=0.42$, $n_{\text{mach}}=3$, $n_{\text{hem}}=10$, Figura 2), ni en lo que corresponde a los picotazos (Fisher, $p=0.07$, $n_{\text{mach}}=3$, $n_{\text{hem}}=10$, Figura 3). No obstante, la ocurrencia de picotazos demostró diferencias marginalmente significativas en el sentido predicho.

Aunque los registros no evidenciaron diferencias en la habilidad discriminatoria entre ambos sexos, si destacaron diferencias en el comportamiento de las hembras con crías de la clase de edad 3, entre los lotes

experimental y control. La ocurrencia de alimentaciones realizadas por las hembras en el lote control fue mayor que en el lote experimental (Fisher, $p=0.01$, $n_{hem/cntrl}=9$, $n_{hem/exp}=10$; Figura 2). También las hembras picotearon en mayor proporción a las crías ajenas que a las propias en esa misma clase de edad (Fisher, $p=0.002$, $n_{hem/cntrl}=9$, $n_{hem/exp}=10$; Figura 3). Los machos no demostraron diferencias al dar alimentaciones o picotazos entre crías aún de la clase de edad 3, ni en el lote control ni en el lote experimental.

4.3.4 Hipótesis 4 “Efecto de la agregación espacial en el reconocimiento”

Para poner a prueba el probable efecto de la agregación espacial en las fragatas, sólo se utilizaron y compararon los datos de las interacciones de padres con crías del lote experimental de las clases de edad 2 y 3 entre nidos con diferente grado de agregación (debido a que es en estas edades y en este lote en donde se presentó algún grado de discriminación, ver sección 5.3.1). Los desplantes se catalogaron como correctamente asignados (picotazos) o como errores de discriminación (alimentaciones) y luego se compararon para determinar el porcentaje de padres que discriminaron correcta o incorrectamente a las crías que se encontraban en su nido.

No se encontró evidencia de que la agregación espacial influyera en el aumento en la proporción de conductas discriminatorias correctamente asignadas entre las crías de la clase de edad 3 (Fisher, $p=0.27$, n_3 poco agregados ≈ 4 , n_3 hacimados ≈ 5), ni en la clase de edad 2 (Fisher, $p=0.52$, n_2 p.a. ≈ 5 , n_2 hacim ≈ 2).

4.3.5 Hipótesis 5 “Efecto de las diferencias de tamaño de las crías intercambiadas”

Aunque generalmente no se registraron desplantes discriminatorios en la clase de edad 1 (ver sección 5.3.1), en consistencia con la predicción número 5, cuando a los adultos de esta clase de edad se les intercambiaron crías, hubo una tendencia marginalmente significativa de los padres a picotearlas si las crías presentaban diferencias de tamaño (de 10 a 30 mm de longitud del pico; más grandes y más chicas) con

respecto a la cría original, lo que no ocurrió con las crías introducidas sin diferencia de tamaño con respecto a las crías propias (Fisher, $p=0.07$, $n_{\text{v/dif}}=15$, $n_{\text{o/dif}}=6$).

V DISCUSIÓN

La evidencia indicó que las fragatas adquieren la capacidad para reconocer a su propia cría y discriminarla de otras ajenas, sólo cuando sus crías se encontraron en la clase de edad 3. En promedio la discriminación parental apareció alrededor de los 71 días ($n=9$; rango= 42-114 días) y no se presentó antes de los 42 días de edad de las crías. La presencia de algunas conductas discriminatorias en adultos con crías de la clase de edad 2 sugiere que la habilidad discriminatoria aparece en las fragatas como un proceso gradual que se perfecciona con el desarrollo. No obstante que la teoría indica que la mayor parte de las aves marinas desarrollan reconocimiento directo en coincidencia con la adquisición de movilidad y emplumado de las crías (Beecher, 1981a; Davies & Carrick, 1962, Burt, 1977; Lessells *et al.* 1991; Córdoba *et al.* 1992; Contreras, 1996), en las fragatas fue con crías de entre 70-90 días de edad; casi 2 meses antes del emplumado, que se registraron los datos más significativos sobre la habilidad discriminatoria de los padres.

Dado que no se encontró evidencia de reconocimiento de crías pequeñas, se puede asumir que las fragatas son capaces de llegar a ellas gracias a la información que representa el nido (reconocimiento indirecto). Sin embargo, cuando las crías adquieren movilidad o están cerca de adquirirla estas suelen confundirse con otras de la colonia y la correcta identificación de sus características se vuelve imprescindible. De acuerdo a las observaciones, las crías de la clase de edad 3 fueron discriminadas correctamente por sus padres aún cuando se encontraban en un nido cercano distinto. En estas circunstancias, durante la evaluación los padres fueron capaces de llegar a la cría apropiada en el nido equivocado. La habilidad de corregir el error supone que las fragatas son capaces de utilizar mecanismos

respecto a la cría original, lo que no ocurrió con las crías introducidas sin diferencia de tamaño con respecto a las crías propias (Fisher, $p=0.07$, $n_{\text{dir}}=15$, $n_{\text{dir}}=6$).

V DISCUSIÓN

La evidencia indicó que las fragatas adquieren la capacidad para reconocer a su propia cría y discriminarla de otras ajenas, sólo cuando sus crías se encontraron en la clase de edad 3. En promedio la discriminación parental apareció alrededor de los 71 días ($n=9$; rango= 42-114 días) y no se presentó antes de los 42 días de edad de las crías. La presencia de algunas conductas discriminatorias en adultos con crías de la clase de edad 2 sugiere que la habilidad discriminatoria aparece en las fragatas como un proceso gradual que se perfecciona con el desarrollo. No obstante que la teoría indica que la mayor parte de las aves marinas desarrollan reconocimiento directo en coincidencia con la adquisición de movilidad y emplumado de las crías (Beecher, 1981a; Davies & Carrick, 1962; Burt, 1977; Lessells *et al.* 1991; Córdoba *et al.* 1992; Contreras, 1996), en las fragatas fue con crías de entre 70-90 días de edad; casi 2 meses antes del emplumado, que se registraron los datos más significativos sobre la habilidad discriminatoria de los padres.

Dado que no se encontró evidencia de reconocimiento de crías pequeñas, se puede asumir que las fragatas son capaces de llegar a ellas gracias a la información que representa el nido (reconocimiento indirecto). Sin embargo, cuando las crías adquieren movilidad o están cerca de adquirirla estas suelen confundirse con otras de la colonia y la correcta identificación de sus características se vuelve imprescindible. De acuerdo a las observaciones, las crías de la clase de edad 3 fueron discriminadas correctamente por sus padres aún cuando se encontraban en un nido cercano distinto. En estas circunstancias, durante la evaluación los padres fueron capaces de llegar a la cría apropiada en el nido equivocado. La habilidad de corregir el error supone que las fragatas son capaces de utilizar mecanismos

de reconocimiento directo como ayuda o en completa sustitución a los mecanismos indirectos para llegar a sus propias crías como proponen Beecher (1981a), y Davies & Carrick (1962), entre otros.

El mecanismo que parece utilizar la fragata para discriminar a las crías mayores es el de reconocimiento directo por familiaridad. Este modelo implica un proceso de aprendizaje de las características de las crías mientras éstas se encuentran en el nido con la posterior utilización de las mismas para identificarlas en otros contextos (Burt, 1977). Es probable también que la relación padre-cría en la fragata atraviese por periodos críticos en los que los padres son más sensitivos (Beecher, 1981a), lo que redundaría directamente en la habilidad de estos para discriminar a sus crías. Tomando en cuenta esta posibilidad es que fueron elegidas las tres clases de edad manejadas en este trabajo.

Se propone que al crecer la cría, el repertorio de señales identificatorias de ésta se hace mayor, en especial las acústicas (obs. pers.), lo que repercute en que los padres la puedan localizar en sitios cada vez más distantes de su propio nido una vez que las crías aprenden a volar. Esta tendencia gradual evidencia procesos de condicionamiento y habituación como los propuestos por Michener & Smith (1987). Estos mismos procesos son los que tal vez permiten que aunque los adultos no puedan reconocer aún a sus crías por sus propias características (clase de edad 1), pueden sin embargo discriminar crías intrusas por las características diferenciales de éstas (cuando son suficientemente evidentes), como cuando se trata de crías introducidas de diferente tamaño con respecto a la propia como se encontró en el estudio (ver resultados de hipótesis 5). El aprendizaje gradual que caracterizó a las fragatas estudiadas es consistente con la especulación de que la discriminación es una conducta costosa, lo que propicia que muchas especies sólo hagan uso de ella cuando la probabilidad de confundir a la cría y dirigir erróneamente la inversión parental sea mayor.

No obstante el desarrollo gradual de la discriminación parental en la fragata, y lo artificiales que resultaron por ello las categorías de edad elegidas, el tipo de sistema de registro utilizado en el trabajo,

permitió la obtención de datos cuantitativos (de ocurrencia o ausencia) suficientes para responder las preguntas del estudio. La ausencia de diferencias significativas entre lo encontrado en el lote control y los días previo y posterior a la manipulación indicó que las conductas ocurridas en los nidos manipulados (lote experimental el día de la manipulación) se debieron a las variables manejadas. En las comparaciones entre día premanipulación y día postmanipulación se asumió que las interacciones eran independientes no obstante que se registraran en el mismo nido focal. Aunque en general se logró obtener información que permite hacer inferencias respecto a la discriminación parental en la población de fragatas estudiada, el tamaño de la muestra resultó demasiado pequeño como para detectar algunos de los efectos esperados. Esto se debió principalmente a las dificultades propias del sistema reproductivo de la fragata que entre otras cosas presenta un insuficiente número de crías de la misma edad en la misma área y tiempo, inaccesibilidad de los nidos, desaparición de las crías, dificultad para el marcaje de los adultos y falta de regularidad en las visitas al nido de los padres. Todo esto aunado a la extensión del periodo de dependencia de las crías retrasó y limitó el desarrollo de la fase experimental. Dado que no existen tablas disponibles para determinar el poder de la prueba de U de Mann-Whitney y aunque los datos no son normales, en un ejercicio para evaluar el poder de las pruebas se analizó los mismos datos con una prueba de "t" para la que el poder fue de 0.17, lo que indica que dado el pequeño tamaño de la muestra, los resultados deben interpretarse con cautela.

Durante el estudio se pudo observar que las crías, en particular de más de 40 días de edad, emiten solicitudes de alimento y/o se inquietan previamente al arribo de sus padres al nido. En nidos del lote experimental con crías de la clase de edad 3 se presentaron agresiones de las crías hacia los adultos ajenos que llegaron al nido ($n=2$). De esto se puede inferir que existe en las crías la capacidad de comunicar su identidad a otros individuos, y de que las crías pueden además reconocer a sus padres; aunque en este estudio sólo se analizó el reconocimiento padre-hijo y no al revés. Dado que el proceso de reconocimiento directo se lleva a cabo mediante la participación activa de ambos individuos (padre y cría), la habilidad de

las fragatas para reconocer a sus crías depende tanto de la capacidad de éstas de aportar información para su reconocimiento y tal vez de si están o no dispuestas a aportarla. A las crías no siempre les beneficia dar información que permita evaluar su parentesco con el adulto que la alimenta. En el caso de que la cría por alguna razón se encuentre en un nido extraño, el costo de informar que no está emparentada es mayor que el beneficio de revelar su parentesco en su propio nido. Al no dar información sobre su identidad una cría abandonada o extraviada tiene mayores posibilidades de ser adoptada si se introduce en otro nido (Beecher, 1988; Holmes y Sherman, 1982).

No obstante que no se encontraron mas que diferencias marginalmente significativas entre la habilidad discriminatoria de ambos sexos, si se hallaron evidencias apoyando la hipótesis de la mayor capacidad discriminatoria de las hembras. Entre tales evidencias se encontró en la clase de edad 3 una tendencia mayor en las hembras que en los machos por alimentar con mayor frecuencia a sus propias crías (Figura 2), y realizar con mayor frecuencia desplantes agresivos hacia las crías ajenas (Figura 3). Al comparar las respuestas de aceptación y agresivas de las hembras entre los lotes control y experimental de la clase de edad 3, las diferencias significativas encontradas demostraron un cambio conductual de las hembras al interactuar con las crías introducidas con respecto a sus propias crías, lo que no ocurrió con los machos bajo las mismas circunstancias (Figura 2 y 3). En estos contrariamente a lo ocurrido con las hembras, se presentó una tendencia a incrementar la cantidad de errores de discriminación (alimentaciones a crías ajenas) con respecto a la edad de la cría.

Los datos de permanencia relativa entre sexos en los nidos control y experimental no presentaron diferencias significativas, sin embargo, se encontró que al interactuar con crías de la clase de edad 3, las hembras permanecieron más tiempo que los machos con las crías del lote control y menos tiempo que los machos con las crías del lote experimental. La tendencia en las hembras a permanecer poco tiempo con

crías que no le pertenecen y en los machos a aumentar su tiempo de permanencia con las mismas es consistente con una supuesta carencia o disminución de las habilidades discriminatorias de los machos.

Aunque en realidad existen varias circunstancias interactuando, en conjunto los datos sugieren que los machos fueron menos eficientes que las hembras al reconocer a las crías, y comparativamente estuvieron sujetos a cometer más errores de discriminación que éstas, lo que ya ha sido reportado en trabajos como el de Beecher *et al.* (1981a) . En la fragata sin embargo, tal vez como producto de su estrategia de menor inversión, los machos no están sujetos a desarrollar habilidades de reconocimiento como las hembras. Al desertar y dejar a las crías en pleno proceso de aprendizaje de sus características, los machos limitan su tiempo de aprendizaje y con ello la posibilidad de discriminarlas individualmente y por ello de alimentarlas posteriormente, aún cuando el siguiente año los machos regresen a la zona a buscar otra pareja y sus hijos estén presentes. La deserción del macho en isla Isabel ocurre a los 49 días de edad de la cría en promedio (Durand, 1992; Osorno, 1996), lo que coincide con el momento en el que aparecen las primeras evidencias de discriminación parental según este trabajo.

Las respuestas conductuales registradas en las fragatas sugieren la existencia de una gradación en la intensidad de las respuestas de las mismas, gradación que se destacó al comparar las respuestas que los adultos presentaron hacia las crías propias y ajenas. La variación demostrada por los adultos en la habilidad para discriminar a las crías intrusas además de depender de múltiples factores de la historia natural de la especie, estuvo determinada por el tipo de registro y diseño experimental utilizados. El tipo de registro fue poco sensible para detectar respuestas sutiles de reconocimiento como: dar poco alimento a la cría ajena, permanecer menos tiempo con ella y/o no defenderla de otros adultos, entre otras; respuestas que se pueden considerar como cualitativas y que aunque son de mayor dificultad para cuantificar son de gran valor descriptivo. Entre los datos que indicaron discriminación sutil de los adultos a las crías están los registros de latencias que aunque no mostraron diferencias significativas si fueron mas extensas en los nidos del lote

experimental con respecto a los del lote control (Tabla 2). Esto podría interpretarse como inseguridad de los adultos al interactuar con las crías ajenas (al desconocer la correcta identidad de las crías con las que interactuaban) lo que apoya la predicción 1.

La fragata en Isla Isabel constituye agregados densos en los que la interacción social es inevitable. Sin embargo los resultados no dieron apoyo a la predicción propuesta, por lo que no se obtuvo evidencia de que la agregación espacial influyera en el reconocimiento.

En la fragata el reconocimiento parental se llevó a cabo mediante la utilización de información contextual cuando las crías fueron pequeñas y vía las características individuales de la cría cuando éstas fueron más grandes. La habilidad para discriminar se desarrolló más en las hembras que en los machos aunque en la comparación entre sexos las diferencias fueron sólo marginales

VI CONCLUSIONES

- En *Fregata magnificens* las primeras evidencias de discriminación parental aparecen después de los 40 días de edad de las crías. Antes de esta edad, el mecanismo de reconocimiento que utilizan las fragatas es indirecto; el nido y tal vez el contexto que lo rodea son quienes aportan la principal fuente de información para la identificación de la cría

- Las conductas discriminatorias son evidentes en adultos con crías de alrededor de 71 días de edad y más grandes e implican el uso de mecanismos de reconocimiento directo. Sin embargo, los adultos con crías pequeñas que aún no desarrollan reconocimiento directo parecen tener la capacidad de poder discriminar a crías intrusas cuando las características de éstas son suficientemente distintas a las de su propia cría, por ejemplo el tamaño.

experimental con respecto a los del lote control (Tabla 2). Esto podría interpretarse como inseguridad de los adultos al interactuar con las crías ajenas (al desconocer la correcta identidad de las crías con las que interactuaban) lo que apoya la predicción 1.

La fragata en Isla Isabel constituye agregados densos en los que la interacción social es inevitable. Sin embargo los resultados no dieron apoyo a la predicción propuesta, por lo que no se obtuvo evidencia de que la agregación espacial influyera en el reconocimiento.

En la fragata el reconocimiento parental se llevó a cabo mediante la utilización de información contextual cuando las crías fueron pequeñas y vía las características individuales de la cría cuando éstas fueron más grandes. La habilidad para discriminar se desarrolló más en las hembras que en los machos aunque en la comparación entre sexos las diferencias fueron sólo marginales.

VI CONCLUSIONES

- En *Fregata magnificens* las primeras evidencias de discriminación parental aparecen después de los 40 días de edad de las crías. Antes de esta edad, el mecanismo de reconocimiento que utilizan las fragatas es indirecto; el nido y tal vez el contexto que lo rodea son quienes aportan la principal fuente de información para la identificación de la cría.

- Las conductas discriminatorias son evidentes en adultos con crías de alrededor de 71 días de edad y más grandes e implican el uso de mecanismos de reconocimiento directo. Sin embargo, los adultos con crías pequeñas que aún no desarrollan reconocimiento directo parecen tener la capacidad de poder discriminar a crías intrusas cuando las características de éstas son suficientemente distintas a las de su propia cría, por ejemplo el tamaño

- El mecanismo de reconocimiento directo que al parecer utiliza la fragata es el de familiaridad, que se produce cuando los padres aprenden las características de sus crías mientras estas se encuentran en el nido y utilizan esas características para identificarlas en otros contextos (Burt, 1977).

- Se encontraron sólo diferencias marginalmente significativas a favor de una mayor capacidad discriminatoria en hembras que en machos.

- No se encontró evidencia que indicara una relación entre la agregación espacial y la capacidad discriminatoria en las fragatas.

El estudio permitió contestar sólo algunas interrogantes sobre la relación padre-cría en la fragata. Sin embargo, del trabajo surgen aún entre otras las siguientes preguntas:

-¿Qué modalidad sensorial utilizan las fragatas para reconocer a sus crías?

-¿Puede la perturbación intraespecífica determinar la edad a la que son discriminadas las crías?

-¿Desarrollarán reconocimiento por familiaridad los adultos con crías de nidos vecinos al suyo?

-¿Al regresar los machos la siguiente temporada reproductiva reconocerán a sus crías?

-¿Podrán los juveniles reconocer a los padres que las desertaron la temporada anterior?

-¿Existirán mecanismos de reconocimiento y discriminación parental funcionando en otras especies del género?

VII LITERATURA CITADA

- Barlow G.W. 1988. Biocore Unit XX: Animal Behavior II. Ehrlich P.R., Holm R.W., Hanawalt P.C. Edits. McGrawhill.
- Beecher M.D. 1981a. Development of parent-Offspring Recognition in Birds. pp 45-66: In Development of Perception . Ed. R.K. Aslin, J.R. Alberts & M.R. Petersen. Vol.1. New York Academic Press.
- Beecher M.D. 1981b. Successes and Failures of Parent-Offspring Recognition in Animals. pp 94-124: In Kin Recognitions. Ed. P.G. Hepper. Cambridge: Cambridge University Press.
- Beecher M.D., Beecher I.M. & Lumpkin S. 1981a. Parent-Offspring Recognition in Bank Swallows I: Natural History. *Anim. Behav.* 29. 86-94.
- Beecher M.D., Beecher I M. & Hahn S. 1981b. Parent-Offspring Recognition in Bank Swallows II: Development and Acoustic Basis. *Anim. Behav.* 29: 95-101.
- Beecher M.D. 1982. Signature System and Kin Recognition. *Amer. Zool.* 22: 47-90.
- Beecher I.M., & Beecher M.D. 1983. Sibling Recognition in Bank Swallows (*Riparia riparia*). *Z.Tierpsychol.* 62: 145-150.
- Beecher M.D. 1988. Kin Recognition in Birds. *Behav. Genet.* 18:465-482.
- Beecher M.D. 1991. Successes and Failures of Parent-Offspring Recognition in Animals. pp 94-124. In: Kin Recognitions. Ed. P.G Hepper: Cambridge University Press.
- Beer C.G. 1970. Individual Recognition of Voice in Social Behavior of Birds In: Advances in the Study of Behavior Ed by D.S. Lehrman, R A. Hinde & E. Shaw. New York Academic Press.

- Blaustein A.R., M. Bekoff y T.J. Daniels. 1987. Kin Recognition in Vertebrates (Excluding Primates): Mechanisms, Functions and Future Research. In: Kin Recognition in Animals. Ed. by D. J. Fletcher y C. D. Michener. John Wiley & Sons Ltd. 257-332.
- Brooke M de L. 1978. Sexual Differences in the Voice and Individual Vocal Recognition in The Manx Shearwater (*Puffinus puffinus*). *Anim.Behav.* 26: 622-629
- Buckley P.A & Buckley F.G 1972. Individual Egg and Chick Recognition by Adult Royal Terns (*Sterna maxima maxima*). *Anim.Behav.* 20: 457-462.
- Burt E.H. 1977. Some Factors in the Timing of Parent-Chick Recognition in Swallows. *Anim. Behav.* 25: 231-239.
- Contreras R.E. 1996. Reconocimiento Padre-Cría en el Bobo de Patas Azules *Sula nebouxi*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Córdoba-Aguilar A., Tershy B.R. & Hernandez-Navarro E. 1992. Development of Chick Voice Discrimination in Female Brown Boobies. (En prensa).
- Cracraft J. 1985. Monophyly and Phylogenetic Relationships of the Pelecaniforms: a Numerical Cladistic Analysis. *The Auk*. 102: 834-853.
- Davies S. & Carrick R. 1962. On the Ability of Crested Terns to Recognize Their Own Chicks. *Aust. J. Zool.* 10: 171-177.
- Dawkins R 1985. El Gen Egoísta. Biblioteca Científica Salvat. Salvat Editores. Barcelona.
- Diamond A.W. 1972. Sexual Dimorphism in Breeding Cycles and Unequal Sex Ratio in Frigate-birds. *Ibis*. 114: 395-398.
- Diamond A.W. 1973. Notes on the Breeding Biology and Behaviour of the Magnificent Frigate-birds *Condor*. 75: 200-209.
- Durand M.L 1992. Dimorfismo Sexual en la Conducta de Reproducción y la Deserción del Macho

en *Fregata magnificens* en Isla Isabel, Nayarit. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.

Falls J.B. 1982. Individual Recognition by Sound in Birds. pp 237-278. In: Acoustic Communication in Birds Vol.2. Ed. by D.H. Kroodsman & E.H. Miller. New York Academic Press.

Fletcher D J. & Michener C.D (Eds) 1987. Kin Recognition in Animals. New York: John Wiley.

Gaviño G. y Uribe Z. 1978. Algunas Observaciones Ecológicas en la Isla Isabel, Nayarit, con Sugerencias para el Establecimiento de un Parque Nacional. Instituto de Biología, U.N.A.M. México.

Graven A. 1990. Do Animals Really Recognize Kin?. *Anim. Behav.* 39: 42-54.

Hamilton W.D. 1964. The Genetical Evolution of Social Behavior. *J. Theor. Biol.* 7: 1-52.

Hamilton W.D. 1987a. Discriminating Nepotism: Expectable, Common, Overlooked. pp 417-436: In Kin Recognition in Animals. Ed. D J.C. Fletcher & C.D. Mitchener. Chichester: John Wiley & Sons

Hamilton W.D. 1987b. Kinship, Recognition, Disease and Intelligence: Constraints of Social Evolution In: Animal Societies: Theories and Facts Ed Brown J.L. *et al.* Japan Ser. Soc. Press Tokio.

Hepper P.G. 1986. Kin Recognition Functions and Mechanisms. A Review. *Biol. Rev.* 61: 63-93.

Hitchcock R.R., Mirarchi R.E., Lishak R.S. 1989. Recognition of Individual Male Parent Vocalizations by Nestlings Mourning Doves. *Anim. Behav.* 37. 3. 517-520.

Holmes W.G. and Sherman P.W. 1982. The Ontogeny of Kin Recognition in Two Species of Ground Squirrels. *Am. Zool.* 22: 491-517.

Lacy R.C., & Sherman P.W. 1983. Kin Recognition By Phenotype Matching. *Am. Nat.*

- Lessels C.M., Coulthard N.D., Hodgson P.J. & Krebs J.R. 1991. Chick Recognition in European Bee-Eaters: Acoustic Playback Experiments. *Anim. Behav.* 42:1031-1033.
- Medvin M.B. & Beecher M.D. 1986 Parent-Offspring Recognition in the Barn Swallow
Anim.Behav. 34: 1627-1639.
- Medvin M.B., Stoddard P.K., & Beecher M.D. 1993. Signals for Parent-Offspring Recognition: A Comparative Analysis of Begging Calls of Cliff Swallows and Barn Swallows. *Anim. Behav.* 45: 841-850.
- Michener Ch. D., and Smith B.H. 1987. Kin Recognition in Primitively Eusocial Insects pp 209-242
In: Kin Recognition in Animals. Ed. D.J.C. Fletcher & C D. Mitchener. Chichester: John Wiley & Sons.
- Moreno M.L. y Carmona P L.R. 1988. Ecología Reproductiva de Fregata magnificens en la Isla Santa Margarita, B.C.S Tesis de Licenciatura. U.A.B.C.S México.
- Nelson J B 1967. Etho-Ecological Adaptations in Great Frigatebirds. *Nature.* 214: 318.
- Nelson J.B. 1975. The Breeding Biology of Frigatebirds a Comparative Review. In. Nelson J.B. Powell D. (eds.) *The Living Birds.* 14: 113-155
- Osorno J L. 1996. Evolution of Behavior in the Magnificens Frigatebird. Copulatory Pattern and Parental Investment. Ph D. Dissertation. University of Florida
- Ruiz A. 1977. Algunos Aspectos Ecológicos de la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Schreiber R.N. and R B Clapp. 1987. Pelecaniform Feeding Ecology. In: Croxall J P. (eds.). *Seabirds Feeding Ecology and Role in Marine Ecosystems* Cambridge University Press. 173-188pp.

- Sibley C.G. & Ahlquist J.E. 1989. *Phylogeny and Classification of Birds: a Study in Molecular Evolution* Yale University New Haven and London.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E. and Monroe Jr. B.L. 1988. A Classification of the living Birds of the World Based on DNA-DNA Hybridization studies. *The Auk*. 105: 409-423.
- Stoddard P.K. & Beecher M.D. 1983 Parental Recognition of Offspring in The Cliff Swallows. *Auk*. 100: 795-799
- Trivelpiece W.Z. and Ferraris J.D. 1987 Notes on the behavioural Ecology of the Magnificent Frigatebird *Fregata magnificens* *Ibis*. 129: 168-174.
- Trivers R.L. 1972. Parental Investment and Sexual Selection. In: Campbell, B. (Ed.) *Sexual Selection and the Descent of Man* Aldine Chicago, Illinois.
- Waldman B. 1983. The Ecology of Kin Recognition. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 543-571.
- Waldman B., Frumhoff P.C. & Sherman P.W. 1988 Problems of Kin Recognition. *Trends. Ecol. Evol.* 3. 8-13.
- Williams G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. New Jersey. Princenton University Press.

Tabla 2. Latencias de alimentación y tiempos de solicitud (min) entre nidos control y experimental. La "U" indica la prueba de Mann-Whitney y "p" la probabilidad.

	Clase de edad	Experimental			Control			U	p
		mediana	rango	n	mediana	rango	n		
Entre la 1ª solicitud y la 1ª alimentación de la cría.	1	52	13-228	4	0	0-54	5	2	0.06
	2	0	0-8	5	0	0-2	6	14	0.93
	3	28	0-56	2	0.5	0-6	8	6	0.71
Entre la última solicitud y la 1ª alimentación de la cría.	1	14	0-228	4	0	0-54	5	5	0.28
	2	0	0-8	5	0	0-2	6	14	0.93
	3	28	0-56	2	0.5	0-6	8	6	0.71
De solicitudes totales de las crías	1	7.5	3-9	6	10.5	6-21	6	9.5	0.18
	2	12	3-18	11	9	3-93	9	41	0.55
	3	6	3-84	10	6	3-12	13	48.5	0.31
De solicitudes hasta la 1ª alimentación de la cría.	1	4.5	3-6	4	3	3-15	5	8	0.7
	2	3	3-9	5	3	3	6	33	0.66
	3	3	0-6	3	3	3-9	8	9.5	0.63

Tabla 3. Permanencias y latencias de alimentación (min) entre machos y hembras en los lotes control y experimental. La "U" indica la prueba de Mann-Whitney y "p" la probabilidad.

Permanencias	Clase de edad	Machos			Hembras			U	p
		mediana	rango	n	mediana	rango	n		
Control	1	324	17-606	4	228.5	2-568	4	6	0.68
	2	98	9-355	5	9	2-140	3	4.5	0.39
	3	4.5	1-6	4	6	1-25	8	11.5	0.46
Experimental	1	179.5	10-413	4	238.0	1-546	5	8	0.73
	2	5	1-506	3	148	4-313	4	5	0.85
	3	224	56-392	2	13	1-347	9	3	0.22
Entre la 1ª solicitud y la 1ª alimentación de la cría.									
Control	1	0	0-0	2	0	0-54	3	--	--
	2	0	0-0	2	1	0-2	4	--	--
	3	1	0-2	2	1	0-6	6	5.5	0.86
Experimental	1	121.5	15-228	2	51	13-89	2	--	--
	2	0	0-1	3	4	0-8	2	2	0.80
	3	56	-	1	0	-	1	--	--
Entre la última solicitud y la 1ª alimentación de la cría.									
Control	1	0	0-0	2	0	0-54	3	--	--
	2	0	0-0	2	1	0-2	4	--	--
	3	1	0-2	2	1	0-6	6	5.5	0.86
Experimental	1	121.5	15-228	2	6.5	0-13	2	--	--
	2	0	0-1	3	4	0-8	2	2	0.80
	3	56	-	1	0	-	1	--	--

Figura 1. Permanencia (media \pm e.e) de los adultos con las crías en los lotes control y experimental en cada clase de edad. Los números en las barras indican el tamaño de muestra.

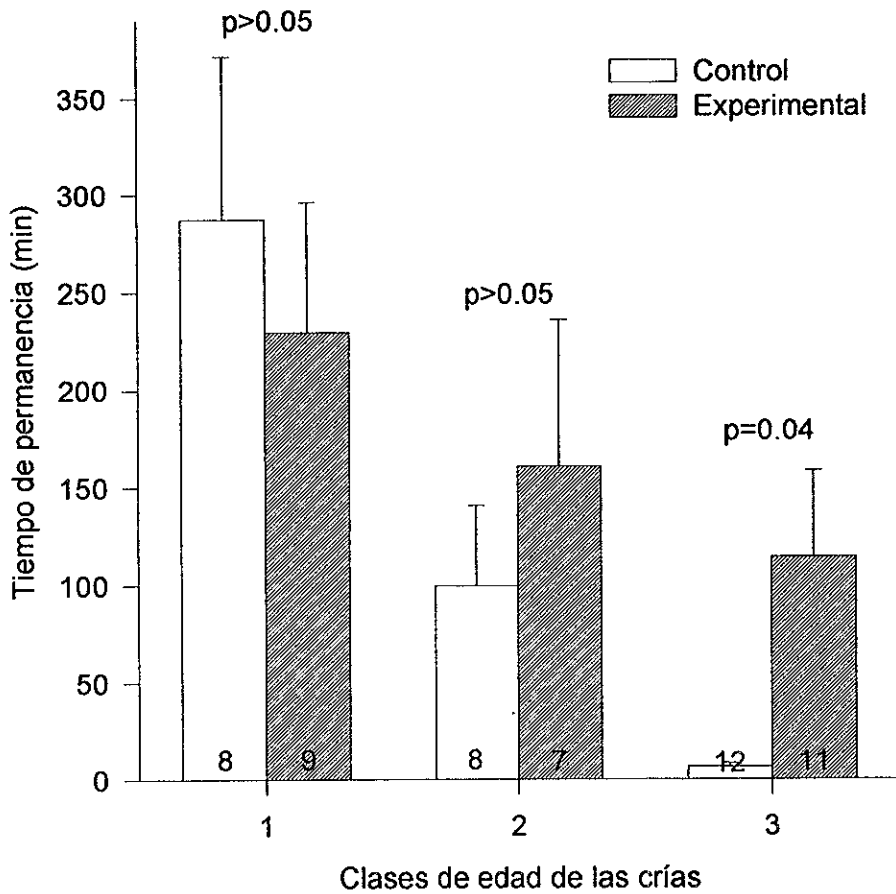


Figura 2. Proporción de alimentaciones de machos y hembras en nidos control (C) y experimental (E) para las tres clases de edad. Los números en las barras representan el tamaño de la muestra.

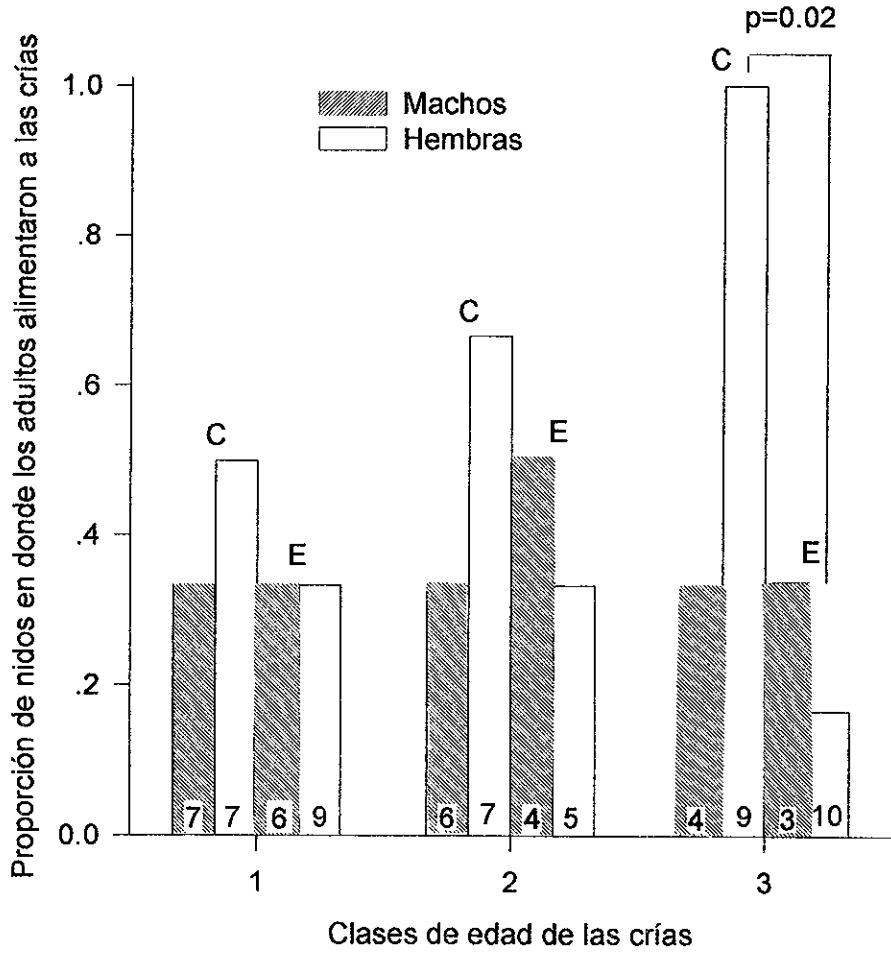


Figura 3. Proporción de picotazos de machos y hembras en nidos control (C) y experimental (E), para las tres clases de edad de las crías. Los números en las barras representan el tamaño de la muestra.

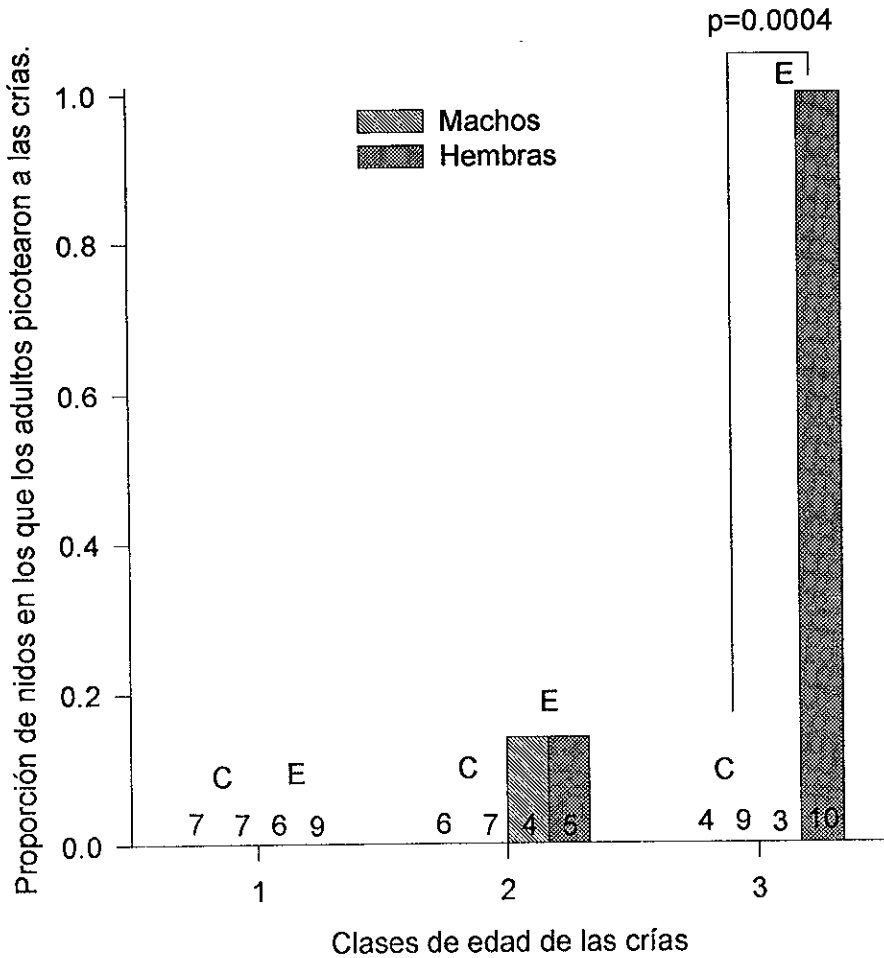


Figura 4. Proporción de alimentaciones de adultos a las crías del lote control y experimental en cada clase de edad. Los números en las barras representan el tamaño de muestra.

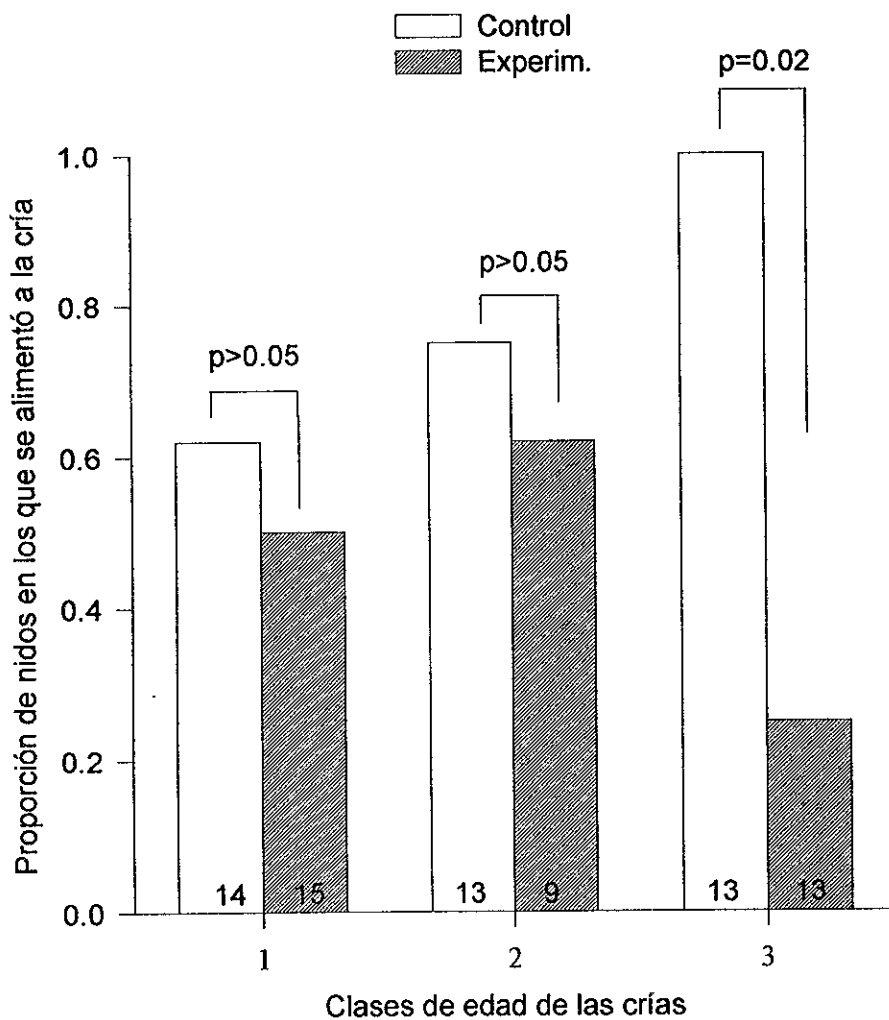


Figura 5. Proporción de picotazos de los adultos a las crías del lote control y experimental en cada clase de edad. Los números en las barras representan el tamaño de muestra.

